

BIOLOGIE DE LA RELATION PLANTES-NÉMATODES: PERTURBATIONS PHYSIOLOGIQUES ET MÉCANISMES DE DÉFENSE DES PLANTES

PAR

T. MATEILLE

ORSTOM, BP 1386, Dakar, Sénégal

Les recherches menées sur l'incidence des nématodes sur la croissance et la physiologie des plantes parasitées concernent essentiellement la nutrition minérale, en relation avec l'alimentation hydrique, la photosynthèse, la respiration et les biosynthèses qui lui sont liées. D'autres études, à la frontière entre la biologie du nématode et son impact parasitaire, concernent les mécanismes d'attraction des nématodes par les exsudats racinaires. Enfin, la nutrition azotée, dépendante de l'association de symbiotes avec la plante, et, elle aussi, sujette à des perturbations par les nématodes phytoparasites. Bien que les connaissances acquises à ce jour soient éparées, et les mécanismes physiologiques mis en cause très vastes, les niveaux d'intervention des nématodes sur la biologie des plantes sont divers et vraisemblablement liés.

La littérature présente de nombreux résultats sur les mécanismes de défense des plantes contre les nématodes parasites, mais les synthèses sont rares. L'objectif de cette revue bibliographique est, d'une part d'actualiser les recherches menées dans ce domaine, d'autre part de structurer les connaissances acquises afin d'en dégager un principe plus général. Cette analyse décrit l'intervention d'un métabolisme hormonal, mettant en jeu des régulations auxiniques, cytokiniques ou éthyléniques, et d'un métabolisme phénolique, qui mène à la formation de substances *i)* directement toxiques envers les nématodes (e.g. phytoalexines), *ii)* régulatrices des réactions de défense (balance monophénols-polyphénols), *iii)* modifiant la structure tissulaire (e.g. lignines). Ces deux métabolismes sont sous la dépendance de régulations enzymatiques (peroxydases, polyphénol oxydases, ammonia-lyases) qui répondent à la pénétration et à la migration des nématodes dans les racines, et dont l'activité définit le degré de résistance des plantes aux nématodes.

Mots clés: biosynthèses, hormones, immunité et attraction, incompatibilité, nématodes, nutrition azotée, nutrition hydrique et minérale, pathologie végétale, phénols, photosynthèse, régulations enzymatiques, résistance, respiration, tolérance

Comparativement au nombre important de travaux menés et de résultats déjà acquis sur la physiopathologie de la plante due aux champignons, virus ou bactéries (Friend & Threlfall, 1976; Ingram & Williams, 1982; Goodman *et al.*, 1986), les études sur la pathologie due aux nématodes phytoparasites sont moins nombreuses parce que plus récentes (Mountain, 1960; Krusberg, 1963; Dropkin, 1980; Gommers, 1981; Roy, 1981). Et à ce titre, le nématologiste reconnaît devoir puiser son inspiration auprès des autres disciplines phytopathologiques, aussi bien pour la méthodologie que pour le mécanisme étudié. En effet, que l'on s'adresse à la plante entière, à l'un de ses organes ou à la cellule, bien des symptômes histo- et physiopathologiques dus aux nématodes peuvent être comparés à ceux provoqués par d'autres parasites. La raison de la rareté

Fonds Documentaire ORSTOM

Cote: B*17066 Ex: 1

Fonds Documentaire ORSTOM



010017066

des recherches est simple: le nématologiste s'est plus intéressé à lutter contre l'accroissement des populations qu'à essayer de comprendre les mécanismes de la pathologie et à rechercher les fondements de la sensibilité.

L'intensification des cultures s'est accompagnée d'une spécialisation et d'un développement des maladies, phénomènes accrus par les échanges internationaux de matériel végétal parasité. Dès les années 1950, l'industrie chimique proposa les premiers nématicides de contact, puis les nouvelles molécules endotherapiques. Très vite, le coût, les difficultés d'application et les risques écologiques, amenèrent la recherche à développer des méthodes de lutte culturale, d'une part agronomiques (rotations culturales, travail des sols, emploi de jachères, submersion des sols, ...), d'autre part génétiques par l'utilisation de variétés améliorées. Ainsi, la sélection variétale, d'abord empirique, a récemment suscité de nouveaux travaux sur les mécanismes de défense (Arrigoni, 1979; Premachandran & Dasgupta, 1983a), sur la résistance (Giebel, 1974 & 1982; Luc & Reversat, 1985; Dalmasso *et al.*, 1987; Fassuliotis, 1987), l'incompatibilité (Kaplan & Davis, 1987; Lewis, 1987), et la tolérance (Wallace, 1987b) aux nématodes.

Rappels terminologiques

On parle *i*) de résistance ou sensibilité si l'on fait référence à l'évolution des populations de nématodes qui parasitent la plante, *ii*) de tolérance ou non tolérance si l'on fait référence à l'état (symptômes et dégâts) de la plante parasitée (Cook & Evans, 1987), *iii*) d'incompatibilité ou compatibilité (Kaplan & Davis, 1987) si l'on fait référence aux mécanismes physiologiques et aux régulations métaboliques, acquis ou induits par le nématode, de la plante parasitée (Fig. 1).

Les critères d'évaluation des qualités d'hôte de la plante

Ils sont multiples, empêchant très souvent toute comparaison et tout rapprochement soit en fonction du parasite, soit en fonction de l'hôte. Pour les *Meloidogyne*, par exemple, il s'agit de l'index de galles dont l'échelle varie selon les utilisateurs (Barker, 1985), ou de la fécondité des femelles (Fassuliotis, 1979); pour les *Heterodera*, c'est la production de femelles matures (Bingefors, 1982); pour les *Ditylenchus*, la fécondité des femelles; donc des critères incomplets, ou mal définis du point de vue de la standardisation de l'évaluation de la résistance, et qui vont dépendre de l'espèce du nématode mais aussi de son pathotype, de la valeur de l'inoculum, de la plante, de l'environnement, etc. Un exemple type nous est donné par l'évaluation de la résistance des bananiers à *Radopholus similis*. En effet, deux critères sont constamment choisis, soit le dénombrement des nématodes ayant pénétré dans les racines (Gowen, 1976; Pinochet & Rowe, 1978; Zem *et al.*, 1981; Zem & Lordello, 1981; Ravichandra

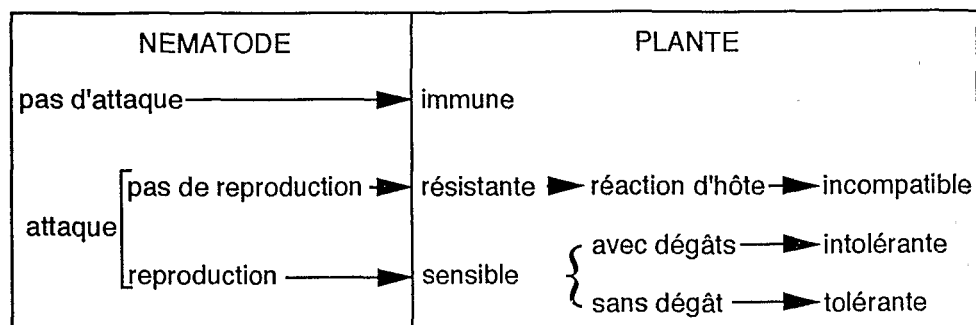


Fig. 1. Définition du caractère d'hôte en fonction du parasitisme.

& Krishnappa, 1985), soit celui des lésions superficielles (Wehunt *et al.*, 1965; Pinochet & Rowe, 1979; Zem *et al.*, 1981; Davide & Marasigan, 1985; Ravichandra & Krishnappa, 1985). Le premier dénombrement est ramené à l'unité de poids de racine, le second, à un indice de lésions à cinq niveaux. Or le premier critère est très variable, selon l'origine des racines (Quénéhervé & Cadet, 1982) et les caractéristiques physico-chimiques des sols (Quénéhervé, 1988 a & b), et le second est très subjectif, parce que trop qualitatif, car d'une part les agents responsables des lésions peuvent être divers, d'autre part il est rarement corrélé au premier. Ceci a été récemment démontré par Hugon & Picard (1988), qui ont conclu qu'à un instant donné, sur trois types de taches racinaires classées selon leur couleur, un seul était représentatif de l'infestation en nématodes, et par Mateille & Folkerstma (1991), qui ont prouvé qu'il n'y avait pas de corrélation quantitative entre les espèces de nématodes contenues dans les nécroses racinaires et les communautés de nématodes extraits de ces racines.

Les mécanismes de défense de la plante contre les nématodes

La résistance peut prendre des formes variables puisqu'il a été remarqué de nombreux cas de résistance à plusieurs nématodes (Rebois *et al.*, 1970), ou à un ensemble de pathogènes différents (Gomez *et al.*, 1983) dont les nématodes.

Les mécanismes peuvent être pré ou post-infectieux.

Les mécanismes pré-infectieux, qui définissent une immunité, concourent à l'inaptitude des nématodes à pénétrer dans les racines. Celle-ci peut être due à la barrière mécanique de certains épidermes racinaires (Rohde, 1965) ou à la synthèse par la plante d'exsudats racinaires non attractifs, répulsifs ou même toxiques envers les nématodes, contenant des substances allélochimiques.

Dans les mécanismes post-infectieux, la plante hôte répond à la pénétration profonde ou au développement des nématodes. Deux réponses typiques sont, d'une part encore, la synthèse de substances toxiques (phytoalexines par exem-

ple), d'autre part la réaction d'hypersensibilité qui consiste en la mort des cellules végétales contiguës au parasite, et qui peut être une conséquence de la réaction précédente.

Immunité liée à l'attraction des nématodes

Nous savons que les nématodes phytoparasites sont capables d'effectuer de longues distances dans le sol (Harrison & Smart, 1975; Prot, 1978a) et que les racines participent à ces migrations par attraction des nématodes (Bird, 1959; Chen & Rich, 1963; Prot, 1980) essentiellement au niveau des régions d'élongation cellulaire (Bird, 1962; Lavalley & Rohde, 1962; Pitcher, 1967) et des primordia secondaires (Kämpfe, 1960). Mais cette attraction dépend de la nature de l'hôte (Viglierchio, 1961) et de son état physiologique (Lownsbery & Viglierchio, 1961). Des preuves de cette attraction ont été fournies par l'utilisation, d'une part de sols ayant porté des cultures de pomme de terre ou de canne à sucre (Weischer, 1959), de mil (Luc *et al.*, 1969) ou de tomate (Prot, 1975), d'autre part d'eau de trempage de racines de riz (Lee & Evans, 1973). Lownsbery & Viglierchio (1961) montrèrent que les agents attractifs des exsudats étaient dialysables, et Bird (1962) précisa que les acides ascorbique, gibérellique et glutamique étaient attractifs. Enfin, le gaz carbonique diffusé par les racines, et plus précisément un gradient de CO_2 (Klingler, 1972), représente aussi un stimulus d'attraction.

Or, la pénétration des nématodes dans une racine induit une modification qualitative et quantitative des exsudats racinaires. Ainsi, l'analyse chimique d'exsudats racinaires de tomate infestée par *Meloidogyne incognita* indique une diminution globale de la concentration en acides aminés et une augmentation de la concentration en sucres, plus spécialement en polysaccharides (Wang & Bergeson, 1974). Mais l'analyse chromatographique a révélé la disparition de glucose, de thréonine, sérine et histidine, et d'acide citrique. Des résultats semblables ont été obtenus sur la sève brute.

Altérations physiologiques de la plante

La nutrition minérale et l'eau

Les éléments minéraux sont absorbés en même temps que l'eau et suivent le même trajet racinaire (poils absorbants, parenchyme cortical, endoderme et vaisseaux) grâce à des mécanismes de perméabilité cellulaire par diffusion, osmose, translocation, etc. Ils entrent dans la constitution des éléments plastiques, agissent à l'état de sels dans les phénomènes d'osmose, de turgescence et de maintien du pH, et jouent le rôle de catalyseurs au niveau de nombreuses réactions enzymatiques.

L'influence des nématodes sur les mouvements hydriques a été étudiée avec beaucoup de difficultés car les techniques directes de mesure des flux

hydriques, couramment utilisées pour les feuilles et tiges, ne sont pas transposables aux racines en place. Les effets sont multiples et l'action des nématodes se fait sentir à plusieurs niveaux, tels le potentiel hydrique foliaire, le fonctionnement stomatique, la transpiration, ou la conductivité racinaire (Wilcox-Lee & Loria, 1987a). Le simple calcul du bilan hydrique de plants d'avoine fortement infestée par *Heterodera avenae* et *Tylenchorhynchus dubius* ou de trèfle infestée par *Heterodera trifolii* révéla que la consommation totale en eau des plants était diminuée et la proportion de matière sèche augmentée (Seinhorst, 1981). Plus précisément, des mesures indirectes de l'impédance membranaire (inverse de la résistance) ont permis de mettre en valeur l'effet des nématodes sur la pénétration intracinaire de l'eau (Kaplan *et al.*, 1976; Kimpinski, 1979). Puis, la mesure de la pression de succion des exsudats a permis de révéler une diminution de la conductivité racinaire dans des plants de haricot infestés par *Meloidogyne hapla* (Wilcox & Loria, 1986; Wilcox-Lee & Loria, 1987b) ou dans des plants de pomme de terre infestés par *Pratylenchus penetrans* (Kotcon & Loria, 1986). Dans le cas d'une infestation de *Pinus thunbergii* par *Bursaphelenchus xylophilus* (parasite du tronc), la diminution de la conductivité dans le xylème se traduit par une altération de métabolisme des cellules adjacentes aux trachéides (Ikeda & Suzuki, 1984).

La relation stress hydrique-nutrition minérale fut mise en évidence par les nombreux travaux effectués sur la pomme de terre par l'équipe de recherche de Trudgill, et résumés par Evans *et al.*, (1977): l'action de *Globodera rostochiensis* ne limiterait pas directement l'absorption des ions par la plante, mais l'eau serait moins absorbée à cause d'un développement racinaire réduit. Il s'ensuivrait un déficit minéral (N, P, K, Mg). Des conclusions analogues ont été établies dernièrement par Fatemy & Evans (1986 a & b). La concentration en calcium est alors augmentée en réponse à la baisse du potassium et à la déshydratation (Trudgill, 1980; Been & Schomaker, 1986), ou à cause d'une rupture de l'endoderme par les nématodes, tissu qui empêche normalement la voie apoplastique de pénétration du calcium (Price & Sanderson, 1984). Les nématodes induisent donc un déséquilibre dans la composition minérale des plants infestés. Ainsi, le contrôle chimique de populations de nématodes en culture d'ananas permettrait d'accroître la teneur en éléments minéraux de plus du tiers dans les feuilles (Guérout, 1971), mais l'effet propre du nématicide n'a pu être évalué. *M. incognita* perturbe la distribution des ions dans des plants de tomate, en provoquant des déficiences en éléments utiles Na^+ et K^+ , et en intoxiquant les plants par une absorption accrue de Cl^- (Edongali & Ferris, 1980). Ce déséquilibre existe aussi entre les différents organes de la plante (Barth *et al.*, 1983; Melakeberhan *et al.*, 1987, 1988; Rao *et al.*, 1988), mais est variable selon le nématode (Viglierchio, 1987). Enfin, il a été démontré que les nématodes entravent aussi l'absorption des oligo-éléments (Boneti *et al.*, 1982).

Une des différences entre variétés sensibles et résistantes proviendrait d'une modification du rapport ionique $(\text{Ca} + \text{Mg})/\text{K}$, plus élevé dans les plantes

résistantes (Bains *et al.*, 1984). L'ion calcium jouerait un rôle dans l'aptitude des plantes à se défendre contre une attaque parasitaire par modification de l'environnement minéral des cellules attaquées. La tolérance aux nématodes peut aussi être due à une compensation de la réduction de croissance de la plante par une activation de l'absorption minérale (Nasr *et al.*, 1980; Price *et al.*, 1982; Spiegel *et al.*, 1982).

La nutrition azotée

De nombreux auteurs ont pu étudier l'influence des nématodes sur la nutrition azotée, et principalement sur les plantes légumineuses fixatrices d'azote. Ainsi, Rinaudo & Germani (1981) ont montré que les nématodes *Hirschmanniella oryzae* et *H. spinicaudata* étaient responsables d'une mauvaise assimilation azotée du riz irrigué. Des essais effectués au champ sur l'arachide (Germani *et al.*, 1982) ou sur le soja (Germani *et al.*, 1984) ont permis d'établir une correspondance entre les niveaux des populations de nématodes et la fixation symbiotique de l'azote, mais l'impact sur les rendements n'a pu être formellement attribué à la déficience en nodosités. Ainsi, le soja infesté par *Heterodera glycines* (Ko *et al.*, 1984a) peut, dans le cas de faibles inoculums, compenser la réduction du nombre de nodosités sur les racines infestées par une nodulation accrue sur les zones racinaires non infestées; mais, pour de fortes infestations, il est possible d'obtenir un effet inhibiteur à distance de l'inoculum. Par ailleurs, l'application de nitrate ne remplace pas la baisse de nodulation, ce qui laisse penser que les nématodes entraînent des mécanismes plus complexes qu'une simple gêne de l'assimilation azotée au niveau des zones de pénétration et de développement des parasites. En effet, les nématodes sont capables de parasiter directement les nodules bactériens, avec des modalités différentes selon le nématode, sans pour autant léser l'intégrité structurale des nodules; mais les bactéroïdes ne se développent pas et les nodules s'atrophient (Barker & Hussey, 1976).

D'un point de vue biochimique, Huang & Barker (1983) ont mesuré sur soja une activité nitrogénasique (catalysant le transfert par des léghémoglobines de H_2 pour la réduction de l'azote atmosphérique N_2 en ammoniac NH_3) plus faible en présence d'*H. glycines*, ainsi qu'une moindre concentration de léghémoglobines totales. Mais seule l'activité nitrogénasique serait corrélée à la pression parasitaire et non pas le contenu en léghémoglobines (Chahal & Chahal, 1989). Ces parasites interviennent à d'autres niveaux. Ainsi, l'utilisation d'inhibiteurs lectiques (N-acétyl-D-galactosamine ou D-galactose) a prouvé que la symbiose avec le rhizobium ne se ferait que grâce aux lectines (Huang *et al.*, 1984). Les nématodes sont responsables d'une diminution de cette symbiose. Or, la microscopie électronique a montré que les racines infestées par les nématodes ont plus de poils absorbants et moins de rhizobium associés que des racines indemnes. Les nématodes n'agiraient donc pas sur

l'anatomie racinaire mais plutôt sur le métabolisme lectique de la racine. La microscopie a aussi révélé une accumulation plastidique de grains d'amidon et de cristaux de phytoferritine dans les tissus nodulaires, suggérant que le métabolisme des hydrates de carbone (réserve énergétique) et des composants à noyau ferrique (comme la nitrogénase ou les légghémoglobines) est affecté (Ko *et al.*, 1984b, 1985). Mais tous les nématodes ne sont pas dépresseurs de la fixation azotée. Ainsi, *M. hapla* et *P. penetrans* peuvent stimuler la nodulation (Hussey & Barker, 1976).

La photosynthèse

Rappelons brièvement qu'elle consiste en la formation chloroplastique de glucides à partir du gaz carbonique atmosphérique et de l'eau: $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$. Elle peut être considérée comme une oxydoréduction entre l'eau, qui s'oxyde pendant la phase claire où l'énergie lumineuse est nécessaire, et le CO_2 , qui est réduit pendant la phase obscure. Mais cette oxydoréduction n'a lieu que par l'intermédiaire d'un transport d'électrons couplé à une source d'énergie (phosphorylation oxydative de l'ADP en ATP) et d'un système oxydo-réducteur à NADP.

Avant les études proprement nématologiques, les travaux effectués en phytopathologie ont montré que les fonctions photosynthétiques de la plante peuvent être perturbées à plusieurs niveaux. Tout d'abord, les plantes sensibles présentent une altération, et donc une réduction, des pigments chlorophylliens actifs, capteurs de l'énergie lumineuse, en chlorophyllide et phytol, par une chlorophyllase: c'est la chlorose observée sur des plantes infectées par des virus (Jockush & Jockush, 1968). La production d'électrons pour la réduction du NADP^+ (transformation de l'énergie lumineuse en énergie chimique) d'une part et pour l'oxydation de H_2O d'autre part, est alors diminuée. Par ailleurs, le transfert d'électrons sur NADP^+ et la photophosphorylation acyclique de l'ADP seraient perturbés, soit à cause d'une réduction du nombre des cytochromes transporteurs d'électrons, soit à cause d'une substance toxique (Montalbini & Buchanan, 1974) du type dichlorophénylméthylurée (DCMU) ou o-phénanthroline, inhibiteurs spécifiques du transport électronique non cyclique dans les chloroplastes. Enfin, l'assimilation de CO_2 peut être altérée par une réduction de la diffusion stomatique du gaz, à relier avec les stress hydriques concomitants (Duniway & Slatyer, 1971).

Cette dernière hypothèse a été adoptée par de nombreux nématologistes qui ont analysé la fixation de CO_2 par des plantes infestées par *Meloidogyne* spp. (Loveys & Bird, 1973; Bird & Loveys, 1975; Melakeberhan *et al.*, 1984) en relation avec l'âge de l'hôte et le stade du parasite (Melakeberhan *et al.*, 1985, 1986), ou *G. rostochiensis* (Franco, 1980; Fatemy *et al.*, 1985). Cependant Bird (1974) pensait plutôt à l'influence indirecte d'une insuffisance hormonale en cytokinines ou gibbérellines. De même, Wallace (1974) et Melakeberhan *et al.*

(1988) ont montré que la fixation du CO_2 pouvait être liée à la nutrition minérale, et Nagesh & Dhawan (1988) ont observé, sur des plants de blé inoculés avec *H. avenae*, que la déficience chlorophyllienne allait de pair avec la réduction de l'assimilation de CO_2 et de la nutrition minérale. Une déficience analogue en chlorophylle a été mesurée sur du riz infesté par *Hirschmanniella mucronata*, *Hoplolaimus indicus* et *Pratylenchus indicus* (Prasad *et al.*, 1982).

Il apparaît donc que les niveaux d'intervention des nématodes sur la photosynthèse sont divers, et vraisemblablement très liés.

La respiration

Elle correspond à la dégradation des métabolites carbonés (glucides pour la plupart) qui sont finalement oxydés en CO_2 et H_2O avec libération d'énergie mise en réserve sous forme d'ATP. Les mécanismes cataboliques empruntent la voie de la glycolyse puis du cycle de Krebs, ou celle des pentoses, et consistent en une succession de déshydrogénations puis de décarboxylations. Ces réactions mettent en œuvre des déshydrogénases couplées à des coenzymes transporteurs d'hydrogène comme le NADP. Puis le NADP réduit (NADPH) est réoxydé directement dans la chaîne des cytochromes par des cytochrome oxydases, ou dans le système non cytochromique d'oxydations terminales, couplé à des enzymes de type peroxydases, polyphénol oxydases, ascorbate oxydases, glycolate oxydases et catalases.

Les études phytopathologiques ont révélé plusieurs niveaux de perturbation de la respiration. Dans les plantes infestées par des virus (Kato & Misawa, 1972), par des bactéries (Huang & Goodman, 1985) ou par des champignons (Verleur, 1968), la réaction la plus communément observée est une augmentation de l'activité respiratoire des tissus parasités (consommation d'oxygène). Elle porte essentiellement sur l'activation d'un grand nombre d'enzymes identifiées par l'emploi d'inhibiteurs enzymatiques. Ainsi, Krupka (1959) a obtenu une diminution de la consommation en O_2 grâce au fluorure de sodium, inhibiteur de l'énolisation du 2-phosphoglycérate en phosphoénolpyruvate dans la glycolyse. De même, Swamy (1964) a confirmé l'importance du cycle de Krebs dans la respiration de l'arachide atteinte de cercosporiose en utilisant l'acide malonique, compétiteur de la succinate déshydrogénase. Par ailleurs, il est possible d'incriminer la voie des pentoses dans la respiration en dosant le C^{14}O_2 provenant du glucose marqué au C^{14} sur le carbone 1 de la fonction $\text{H}-\text{C}=\text{O}$ (Daly *et al.*, 1961). Il y aurait alors activation des glucose-6-phosphate et 6-phosphogluconate déshydrogénases. En outre, la phosphorylation oxydative de l'ADP en ATP est constamment associée à la glycolyse, au cycle de Krebs, et à la voie des pentoses. Le découplage de la phosphorylation peut être à l'origine d'une assimilation accrue d'oxygène par des feuilles de blé atteintes par la rouille (Pozsar & Kiraly, 1958). Le dernier système qui peut être perturbé est le système NADPH cytochromique par activation d'oxydases

comme l'ascorbate oxydase ou la polyphénol oxydase, dans le cas de la rouille ou d'autres atteintes fongiques du blé (Kiraly & Farkas, 1957; Farkas & Kiraly, 1962).

Concernant les nématodes, une diminution de l'intensité respiratoire a été mesurée sur des racines de blé infestées par *H. avenae* (Davy de Virville *et al.*, 1984). Mais cette modification est plus en rapport avec le ralentissement de la croissance des racines qu'avec leur activité physiologique propre. Poskuta *et al.* (1986) ont fait les mêmes constatations sur du soja infesté par *H. glycines*. Quant aux fondements physiologiques de l'activation de la respiration, Endo & Veech (1969) ont mesuré la stimulation d'enzymes respiratoires sur soja infesté par *M. incognita*. Cette activation est plus forte sur des plantes résistantes aux nématodes (Zacheo & Molinari, 1987 a & b), en relation avec les phénomènes d'hypersensibilité (Zacheo *et al.*, 1982). Seraient en cause les peroxydases (dont les superoxyde dismutases) et les polyphénoloxydases (Bajaj *et al.*, 1985; Zacheo & Bleve-Zacheo, 1987; 1988) désignant le système NADPH cytochromique comme une des voies métaboliques les plus modifiées en présence de nématodes.

La nucléogenèse

La plupart des études entreprises sur les acides nucléiques ont été menées dans le cas d'infestations par des Heteroderidae. En effet, l'originalité de ces nématodes sédentaires est qu'ils induisent des tissus nourriciers sous forme de syncytiums dont l'activité nucléaire est très intense. Les études ont porté principalement sur *Meloidogyne* spp. et *Heterodera* spp. Cette activité nucléaire se traduit par une stimulation de la synthèse d'ADN et d'ARN (Bird, 1972, Masood & Saxena, 1980; Arya & Tiagi, 1985), principalement dans les cellules géantes (Singh *et al.*, 1984) par divers procédés, dont l'accumulation de phosphore (Ishibashi & Shimizu, 1970) qui rentre dans la constitution du groupelement phosphoryle intermédiaire entre deux nucléotides. Cette activité nucléaire se répercute sur une activation de la protéogenèse (Chylinska *et al.*, 1972). Cependant, il s'avère que les relations entre l'infestation parasitaire et la nucléogenèse sont diverses: les proportions des bases puriques et pyrimidiques n'évoluent pas dans le même sens (Premachandran & Dasgupta, 1983b & c; Parthasarathy & Dasgupta, 1984).

Des observations analogues ont été faites avec les Longidoridae. Les ectoparasites *Xiphinema* spp. et *Longidorus* spp. induisent une multiplication d'ADN et d'ARN (Epstein, 1974; Griffiths *et al.*, 1982, Griffiths & Robertson, 1984a), et on trouve même quelques cellules binucléées qui résultent de mitoses sans cytokinèse (Griffiths & Robertson, 1984b). En fait, ces modifications évoluent dans le temps, et à la suractivité nucléaire en début d'infestation succède une dégénérescence (Griffiths & Robertson, 1983). Dans le cas de ces nématodes vecteurs de virus, des doutes sont tout de même avancés quant à l'origine de

l'augmentation des acides nucléiques dans les racines suite à l'injection possible de matériel nucléaire viral (Epstein, 1974).

La protéogenèse

L'influence des nématodes sur la synthèse des amino-acides et sur la protéogenèse n'a fait l'objet que d'études descriptives de dosages en relation avec le parasitisme: les résultats obtenus n'expliquent donc rien sur le principe actif des nématodes. Howell & Krusberg (1966) avaient décrit une augmentation quantitative de nombreux amino-acides dans les galles formées par *Ditylenchus dipsaci* sur des racines de luzerne et de pois, en rapport avec une accroissement de la concentration azotée. Doney *et al.* (1971), travaillant sur la betterave à sucre, limitaient cette augmentation à la glutamine, le glutamate et l'aspartate en rapport avec les taux d'infestation d'*Heterodera schachtii*. Des résultats semblables étaient obtenus sur *Ficus carica* infesté par *Xiphinema index* (Poehling *et al.*, 1980). Mais il peut aussi y avoir synthèse de nouveaux acides aminés, comme cela a été révélé sur des plants de jute (*Corchorus capsularis* L.) infestés par *Meloidogyne javanica* (Saxena, 1972). En 1985, Freire & Bridge faisaient état de nombreuses perturbations sur poivrier infesté par *M. incognita*, mais aucun lien entre elles ne leur a permis de dégager de principe général sur l'action des nématodes. A l'échelle des protéines, Arya & Tiagi (1982) ont montré qu'il y avait accumulation de ces composés dans les galles formées par *M. incognita* sur carotte, dans le parenchyme périgalleux (Tyagi *et al.*, 1981) ou dans les cellules géantes (Singh *et al.*, 1984), et plus précisément dans les plastides cellulaires (Bleve-Zacheo *et al.*, 1982). Des relations directes ont été établies, par exemple entre l'indice de galles, le niveau d'infestation en nématodes et la concentration en protéines totales dans les galles produites sur *Hibiscus esculentus* (Chatterjee & Sukul, 1981) ou entre la population infestante initiale de *Criconebella xenoplax* et la quantité d'acides aminés totaux dans les racines de pêchers (Nyczepir *et al.*, 1987). Selon cet auteur, on pourrait évaluer le degré d'infestation en parasites par un dosage protéique racinaire.

Les mécanismes physiologiques d'incompatibilité aux nématodes

Les acides nucléiques

Raja & Dasgupta (1986) ont étudié l'évolution des acides nucléiques. Ils ont noté que l'infestation de pois d'Angole par *M. incognita* provoquait une synthèse *de novo* d'ARN messenger plus importante dans la variété résistante que dans la variété sensible, et ont observé une synchronisation de cette synthèse avec un accroissement d'activité et de concentration de macromolécules comme des lignines, des peroxydases et polyphénoloxydases. Ils ont ainsi confirmé que l'introduction du parasite provoque la synthèse de types additionnels d'ARN, prouvant l'activation de gènes au niveau transcriptionnel, et conduisant en fin de compte à la synthèse de macromolécules qui influencent le devenir de l'hôte infesté.

Cependant si ces travaux mettent en évidence l'existence de fonctions induites par l'agression d'un nématode, la sélection variétale a permis, depuis de nombreuses années, de caractériser un certain nombre de gènes de la résistance pour plusieurs plantes économiquement importantes, comme la pomme de terre, le blé, l'orge, l'avoine, le seigle, le soja, la tomate, le tabac, la luzerne, la vigne, les prunus, et les citrus (Sidhu & Webster, 1981; Cook & Evans, 1987). Bien que ces gènes, uniques et dominants pour la plupart, soient bien connus, le ou les processus métaboliques de défense qu'ils mettent en œuvre restent actuellement ignorés, et leur isolement n'a pu être obtenu.

Les acides aminés

Quelques travaux ont porté sur de simples dosages d'acides aminés en rapport avec le pouvoir des plantes à favoriser un développement parasitaire. Mahmood & Saxena (1985), ayant travaillé sur les amino-acides totaux, précisèrent que les variétés de tomate et d'aubergine, qui contiennent peu d'acides aminés avant et après inoculation avec *Rotylenchulus reniformis*, permettent une plus forte multiplication du parasite. Mais à l'opposé, ce nématode ne se développe pas sur des cultivars à très haute teneur en acides aminés. Des études plus explicatives ont été abordées autour de fonctions métaboliques complexes: en 1975, Hanounik & Osborne constataient une augmentation de la teneur en 16 amino-acides, dont 12 précurseurs de la biosynthèse de la nicotine, dans des plants de tabac infestés par *M. incognita*, et cela davantage sur des variétés résistantes, laissant entrevoir la possibilité d'intervention de cet alcaloïde dans les phénomènes de résistance.

Un autre acide aminé, la proline, a fait l'objet de plusieurs travaux en relation avec la résistance aux nématodes, dans le cadre des réactions d'hypersensibilité avec les nématodes sédentaires, et dans le cas des nématodes endoparasites migrants comme *R. similis* (Hanks & Feldman, 1963). Cet acide aminé provient de l'hydrogénation et de la cyclisation de l'acide glutamique, lui-même issu de l' α -cétoglutarate, intermédiaire du cycle de Krebs. Parmi les enzymes lytiques appartenant aux nématodes (Krusberg, 1960), Giebel (1982) a suggéré l'intervention directe d'une protéase des nématodes qui lyserait les protéines végétales en acides aminés, dont la proline. Lewis & McClure (1975) et Meon *et al.* (1978) ont montré que l'infestation de racines par *Meloidogyne* entraînait une accumulation de proline dans les galles au profit de la nutrition et de la reproduction du nématode. Cette accumulation serait plus faible dans des variétés résistantes, mais l'origine du phénomène demeure inconnue. Une molécule analogue, l'hydroxyproline, constituant de la paroi cellulaire issu de l'hydroxylation de la proline, serait aussi impliquée dans la résistance (Zacheo *et al.*, 1977), mais la réaction des variétés résistantes est très diverse, pouvant aller dans le sens d'une accumulation ou d'une diminution de cet amino-acide. Plus précisément, la quantité d'hydroxyproline mitochondriale ne variant pas

en fonction des degrés de résistance, Arrigoni *et al.* (1979) ont suggéré une relation entre son métabolisme et l'activité de la chaîne respiratoire mitochondriale, via l'acide ascorbique qui est utilisé pour la synthèse de l'hydroxyproline.

Les régulations hormonales

On a reconnu très tôt que la formation des galles par les nématodes du genre *Meloidogyne* était induite par des substances de croissance multiples appartenant à la plante, mais qui pourraient être produites aussi par le nématode (Yu & Viglierchio, 1964). Généralement, cette substance est une auxine, ou une molécule voisine, et le type d'auxine trouvée dans les galles serait corrélé à celle de la plante et à celle du nématode (Viglierchio & Yu, 1968; Orion, 1973). Les substances produites par le nématode diffèreraient d'une espèce à l'autre au sein d'un même genre. Dans le cas d'une infestation par *G. rostochiensis*, Kaczmarek et Giebel (1979) ont constaté une similitude entre l'effet du nématode et celui d'un apport d'acide indolacétique (AIA) sur la mitose nucléaire.

Il peut s'agir aussi d'une régulation cytokinique. Ainsi, Bird & Loveys (1980) ont mesuré, sur des plants de tomate infestés par *M. javanica*, une augmentation de la cytokinine dans les racines et les exsudats au cours du développement du nématode. Cette augmentation serait renforcée par la synthèse de substances voisines effectuée par le parasite lui-même. Au niveau de la plante entière, des symptômes de fasciation, comparables à ceux provoqués par un déséquilibre hormonal auxinique, cytokinique ou gibbéréllique, ont été observés sur *Lilium henryi* infesté par *D. dipsaci* (Stumm-Tegethoff, 1986). Cependant, le déséquilibre hormonal provoqué par le nématode peut se faire selon des tendances variables, voire une diminution de l'activité cytokinique dans le cas du souci ou de la vigne parasités par *Longidorus africanus* (Epstein, 1972).

Un troisième groupe de substances hormonales est représenté par l'éthylène et les molécules voisines. L'infestation de plants de tomate par *M. javanica* provoque une augmentation de la production d'éthylène, et coïncide avec l'augmentation du poids des galles. L'exposition de racines excisées à de l'éthylène accélère la croissance des galles (Glazer *et al.*, 1983). Ces mêmes auteurs ont mesuré deux à trois fois plus d'acide 1-aminocyclopropane-1-carboxylique, précurseur de l'éthylène, dans des plants infestés, et ont vérifié que l'aspersion d'inhibiteurs de la production d'éthylène, ou de son action, élimine les symptômes pathologiques sur les racines (Glazer *et al.*, 1984). Selon ces auteurs, l'éthylène permet une expansion du parenchyme cortical, ce qui accroît le volume des galles, et freine la lignification du xylème et des fibres du cylindre vasculaire dans la galle (Glazer *et al.*, 1985).

La comparaison de variétés sensibles et résistantes a révélé que l'activité hormonale était supérieure dans les plants sensibles (Fagbenle & Filonow, 1986). Sawhney & Webster (1975) ont montré que l'application conjointe

d'acide naphthalène-acétique ou de kinétine augmente la sensibilité de plants de tomate sensibles ou résistants à *M. incognita*, étude corroborée par celle de Fassuliotis & Bhatt (1982) pour lesquels l'apport d'hormones exogènes dans le milieu de culture modifie l'expression de la résistance de variétés d'aubergine. Mais Kochba & Samish (1971) ont observé que les racines de pêchers résistants, traités soit avec une auxine soit avec une cytokinine, portaient autant de galles que les racines de plants sensibles et pouvaient abriter plus de femelles, mais que la fécondité des femelles restait inférieure. De même, Sawhney & Webster (1975) ont noté que, sur les plants de tomate résistants ainsi traités, les juvéniles infestants ne poursuivaient pas leur développement. Cela montre que la résistance n'est pas complètement brisée par l'apport hormonal, et que les hormones ne sont pas les seules substances à intervenir. Cela corrobore les conclusions d'Orion (1974) et de Glazer & Orion (1984), à savoir que les substances hormonales peuvent agir sur le nématode lui-même sans affecter la structure des galles et la physiologie de la plante.

Badra *et al.* (1980) ont précisé ces observations: la multiplication du parasite est plus forte sur des plants de goyavier traités avec des substances hormonales. Mais il n'y a pas de rapport entre le taux d'infestation racinaire et le nombre de galles. L'analyse des substances phénoliques indique que le quotient mono/polyphénols semble intervenir dans la formation des galles, les monophénols étant antagonistes de l'AIA (Giebel, 1970) alors que les polyphénols sont synergétiques.

Nous avons vu que les réactions des plantes pouvaient être variables. L'aspersion d'éthrel (stimulateur de la production d'éthylène par la plante) sur des manguiers induit une résistance des plants à *R. reniformis* en faisant baisser les populations infestantes et en favorisant une androgenèse (Badra & Khattab, 1982). Les auteurs soupçonnent une relation avec le quotient auxine/monophénols, l'éthylène étant connu comme activateur d'enzymes phénoliques. Il apparaît donc qu'une relation entre le métabolisme hormonal et le métabolisme phénolique est impliquée dans les phénomènes de résistance.

Le métabolisme phénolique

Schématiquement, le métabolisme des phénols emprunte trois voies de biosynthèse qui vont aboutir à la production de substances dont les modes d'action dans les mécanismes de défense de la plante à l'agression parasitaire sont différents (Fig. 2). Ce sont *i*) la formation de monophénols (alcools cinnamiques ou phénylpropanoïdes) par la voie de l'acide shikimique, qui participent directement à la synthèse des lignines, *ii*) la formation de polyphénols (chalcones, aurones, flavones et isoflavones, et anthocyanes), par la voie du malonyl CoA ou par hydroxylation des monophénols, *iii*) la voie du mévalonate par condensation de trois molécules d'acétyl CoA, qui conduit à la formation des isoprènes, puis des terpènes toxiques dont les phytoalexines. Wilski & Giebel

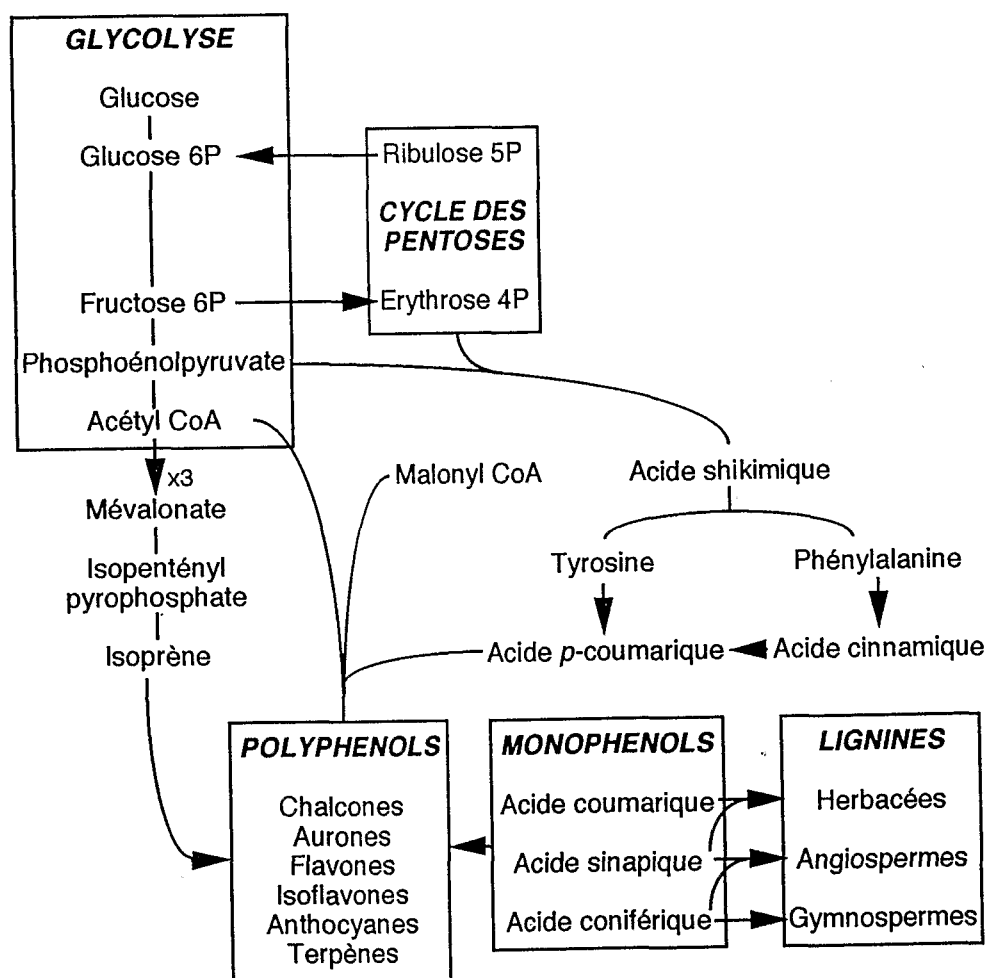


Fig. 2. Voies de biosynthèse des composés phénoliques (Goodman *et al.*, 1986).

(1966), et Giebel (1974), ont soupçonné l'intervention d'enzymes produites par le nématode activant des réactions biochimiques. Ainsi, l'activation de la synthèse des phénols serait assurée d'une part par hydrolyse directe de glycosides en monophénols par des β -glucosidases du nématode, associées à des β -glucosidases et des phosphatases de la plante (Giebel, 1979), d'autre part par hydrolyse de protéines en acides aminés, dont la tyrosine et la phénylalanine.

1) Les toxines et les phytoalexines

Mécanisme pré-infectieux: relargage de substances dans les exsudats: Les plantes peuvent se protéger des nématodes par le relargage de substances répulsives

dans les exsudats (Kaplan & Keen, 1980, Veech, 1981). C'est le cas des racines d'*Asparagus officinalis* qui synthétisent l'acide asparagique, glycoside à propriétés nématocides (Rohde & Jenkins, 1958), ou des racines de *Tagetes patula* qui produisent des α -terthiènes (Motsinger *et al.*, 1977) dont l'activité est plus controversée (Hackney & Dickerson, 1975). Un autre mécanisme d'incompatibilité plante-nématode a été trouvé sur concombre. Cette plante est capable de synthétiser un triterpène toxique appelé cucurbitacine (Haynes & Jones, 1976), qui agirait sur le taux d'attraction des nématodes, sans perturber la pénétration de ceux qui atteignent les racines.

Dans d'autres cas, l'amendement de plants de tomate en tourteaux de ricin, de moutarde ou de neem (*Azadirachta indica* Juss.) entraîne une augmentation des composés phénoliques dans les racines, composés qui pourraient être relargués et avoir une action répulsive sur les nématodes (Singh *et al.*, 1983).

Mécanisme post-infectieux: Un des domaines les plus particulièrement étudiés, aussi bien au Japon (Oku, 1988) qu'aux Etats Unis, est celui des gymnospermes du genre *Pinus* parasitées par *B. xylophilus*. En 1984, Shaheen *et al.* ont démontré que le bois de pin infesté par ce nématode contient une phytotoxine, absente dans les pins indemmes du parasite. Elle est synthétisée très tôt, augmente et s'accumule dans le bois au cours de l'infestation. Elle cause la mort de plantules de pin, et pourrait agir en gênant les mouvements hydriques dans la plante. Il s'agit probablement de plusieurs toxines qui ont été identifiées comme des composés benzoïques, alcooliques ou acétoniques (Ueda *et al.*, 1984). Introduit dans les milieux d'élevage axénique de *B. xylophilus*, cet extrait cause une paralysie temporaire du nématode (Bolla *et al.*, 1984). Bentley *et al.* (1985) ont isolé un extrait dont la substance active immobilisatrice serait un carbohydrate, et qui contient aussi quelques traces de phénols. Sur *Pinus densiflora*, Odani *et al.* (1985) ont détecté une activité cellulasique dans les extraits.

Connues depuis près de 50 ans, les phytoalexines constituent un second type de substances toxiques. En nématologie, les recherches ont débuté il y a environ deux décennies. En 1971, Abawi *et al.* décrivaient la production de phaséoline par des haricots infestés par *P. penetrans*. Mais cette substance antifongique est sans effet sur le nématode. Plus tard, trois grands groupes de substances ont été mis en évidence; il s'agit des composés du groupe coumestrol, du groupe glycéolique et du groupe terpénique (Veech, 1982). Rich *et al.* (1977) ont montré que deux variétés de haricot, l'une sensible et l'autre résistante à *Pratylenchus scribneri*, contenaient des substances du premier type (coumestrol et psoralidine) en faible quantité, mais l'infestation stimulait leur production chez la variété résistante, essentiellement au niveau des lésions.

Le second type de phytoalexines a été étudié par Kaplan *et al.* (1980 a & b): une variété de soja résistance à *M. incognita* et sensible à *M. javanica* ne produisait de la glycéolline que dans le cas d'une infestation par la première espèce. De plus, cette substance a un effet nématostatique sur la première espèce, mais

non sur la seconde, d'où la spécificité entre l'agent causal et l'effet. Elle agirait sur l'oxygénation des juvéniles. Cette substance s'accumule tout près de la tête du nématode (Huang & Barker, 1986), dans les cellules du cylindre central de la racine.

Enfin, le troisième type d'alexines a été mis en évidence par Veech & McClure (1977) sur cotonnier. Ils ont noté, au cours de la croissance des plants, une production constante de gossypol et d'autres aldéhydes terpéniques dans les variétés sensibles et résistantes à *M. incognita* non infestées (il s'agirait donc d'un caractère constitutif), mais en quantité plus importante dans les variétés résistantes. L'infestation par le nématode abaisserait le taux de ces substances dans les variétés sensibles, et l'augmenterait dans les variétés résistantes (Veech, 1978) par accumulation dans l'endoderme et le cylindre central autour du nématode (Veech, 1979). Selon la concentration, ces substances terpéniques peuvent être nématostatiques ou létales. En outre, il est possible de les retrouver en solution dans la rhizosphère de la plante (Hedin *et al.*, 1984).

2) Les phénols

Wallace (1961) et De Maeseneer (1964) décrivaient l'apparition d'acide chlorogénique dans les feuilles de chrysanthème infestées par *Aphelenchoides ritzemabosi*, et de *Ficus* infestés par *A. fragariae*. Ces phénols seraient responsables du brunissement des feuilles et seraient libérés dans la plante sous l'action d'enzymes produites par le nématode comme les β -glucosidases (Wilski & Giebel, 1966). Ceci fut confirmé par Gill & Uppal (1977) dans des feuilles de *Zinnia elegans* qui contenaient plus de phénols totaux quand les plants étaient infestés. Une étude sur les différents organes de plants de tomate indique qu'après leur synthèse dans les feuilles, les composés phénoliques seraient transportés vers les racines (Bajaj & Mahajan, 1977). Toujours sur des plantes sensibles, Badra & Elgindi (1979) ont interprété la diminution du taux d'infestation en *Tylenchulus semipenetrans* de citrus amendés en engrais azotés (nitrate et sulfate d'ammonium, et urée) par une production accrue de composés phénoliques.

De là, il était facile de soupçonner l'intervention du métabolisme phénolique dans les mécanismes de défense de la plante et de résistance. Hung & Rohde (1973) ont montré que la production de phénols augmentait avec le degré de résistance de variétés de tomate parasitées par *M. incognita* et *P. penetrans*. Ils ont observé une accumulation de phénols dans l'endoderme racinaire et identifié l'acide chlorogénique comme le phénol majoritaire. La même corrélation fut établie avec d'autres espèces de *Meloidogyne* (Singh & Choudhury, 1973) ou d'autres nématodes (Mahmood & Saxena, 1986b). Des preuves furent apportées. Des plants de tomate sensibles à *M. javanica*, traités avec des composés phénoliques, contenaient autant de phénols que des plants résistants, et ils étaient beaucoup moins attaqués que des plants non traités (Sitaramaiah &

Pathak, 1979). D'autre part, un traitement à l'acide ascorbique, antioxydant, éliminait la coloration typique des lésions causées par *P. penetrans* sur plantes fourragères, coloration due à une oxydation des phénols (Townshend & Stobbs, 1981).

L'évolution de la synthèse des phénols a été étudiée par Mahmood & Saxena (1986a) sur des tomates parasitées par *Rotylenchulus reniformis*. Dans les plants non infestés, la concentration en phénols augmentait avec l'âge des plantules. Dans les plants infestés, leur concentration était plus grande mais sans rapport avec l'âge des plants à l'inoculation. Puis leur concentration croissait jusqu'à une limite supérieure. Il y avait une corrélation négative entre de le taux initial de phénols et son augmentation, d'une part, et le taux de multiplication du nématode, d'autre part. De même, une céréale résistante à *M. incognita* ou *M. javanica* avait une concentration en phénols supérieure à celle d'une variété sensible. Après infestation, la production de phénols est supérieure dans la variété résistante (Rezk *et al.*, 1987).

Cependant, la relation phénols-résistance présente des formes diverses. Ainsi, il y a eu synthèse accrue de phénols totaux dans des plants de poivrier infestés par *M. incognita*, mais sans changement de la sensibilité de la plante. Dans ce cas, il s'agissait essentiellement de polyphénols (Ferraz *et al.*, 1984). Au contraire, dans des plants de pois d'Angole infestés par *R. reniformis*, il n'y a eu d'augmentation de la concentration en phénols que dans les plants résistants (Thakar & Yadav, 1985, 1986). On peut aussi n'obtenir aucune modification du taux de phénols quel que soit le taux d'infestation et le niveau de résistance sur du niébé parasité par *M. incognita* (Singh & Reddy, 1985).

Dans le cas de la pomme de terre parasitée par *G. rostochiensis*, Evans & Stone (1977) avaient interprété qu'indépendamment de la diapause des œufs, les tannins contenus dans les kystes permettaient aux œufs de rester viables pendant au moins vingt années dans le sol. Mondy *et al.* (1985) ont démontré que les phénols étaient moins concentrés dans les tubercules des variétés résistantes. Ils interprètent l'accumulation des phénols dans les variétés sensibles comme une réaction au stress causé par le nématode, et pensent que les variétés résistantes empêcheraient les femelles de former des kystes normalement pourvus en tannins.

3) La lignification

Issues des monophénols de la voie shikimique, les lignines représentent une barrière naturelle tant à l'avancée plus profonde des parasites dans les tissus qu'à la dissolution des parois cellulaires par les enzymes cellulolytiques de ces parasites. En 1982, Yoshihara *et al.* isolaient et identifiaient une substance, synthétisée par des racines et stolons de pomme de terre infestées par *G. rostochiensis*, comme appartenant à la famille des lignines. Très récemment, Robinson *et al.* (1988) ont observé en microscopie en fluorescence l'accumula-

tion de composés phénylpropanoïques (précurseurs des lignines), le long du trajet du nématode dans des racines de pomme de terre infestées par *G. rostochiensis* et *G. pallida*. Grâce à la même technique, Arya & Tiagi (1985) avaient décrit, dans des racines de carotte infestées par *M. incognita*, la présence de lignines dans les parois cellulaires des syncytiums, dans les tissus adjacents au nématode, et dans les cellules nécrosées le long de son trajet. Ils avaient précisé que les cellules des tissus nécrosés contenaient de la subérine, alors que la périphérie des galles renfermait de la cutine et les parois cellulaires beaucoup de cellulose.

Avant ces techniques nouvelles de microscopie, Giebel *et al.* (1970) avaient localisé une accumulation de composés, répondant positivement à différentes colorations des lignines, dans des racines de pomme de terre parasitées par *G. rostochiensis*. Ils avaient précisé que cette accumulation se situait près de la tête du nématode et plus spécialement au niveau du pore excréteur, suggérant l'intervention de substances élaborées par le nématode (du type β -glucosidases?), comme éliciteurs de la synthèse des lignines. De la même façon, Ahmad & Chen (1983) avaient décrit sur des racines de luzerne infestées par *Hoplolaimus galeatus*, et colorées à la safranine—coloration spécifique des lignines—et au fast green, un brunissement de la zone de pénétration du nématode ainsi que de son trajet. Une analyse chromatographique avait permis d'identifier de la phénylalanine et de la coumarine, précurseurs des lignines, aussi bien dans les racines infestées que dans les racines indemnes, mais avait révélé la présence de deux autres composés fluorescents non identifiés dans les racines infestées.

Le métabolisme enzymatique

Les derniers travaux menés sur les perturbations qu'entraînent les nématodes sur le métabolisme végétal montrent à l'évidence qu'elles ne sont pas uniques ou spécifiques, mais plutôt que les désordres physiologiques sont divers et affectent plusieurs fonctions certainement synergétiques ou consécutives (Jaya-prakash *et al.*, 1981; Tyagi *et al.*, 1981; Prasad *et al.*, 1982; Singh *et al.*, 1984; Gokte *et al.*, 1988; Rao *et al.*, 1988). Afin de comprendre ces phénomènes complexes, de nombreux travaux ont été initiés sur la régulation enzymatique des mécanismes et leur relation avec le caractère de résistance (Fig. 3), mais précisons que la plupart des études concernent les réactions d'hypersensibilité rencontrées essentiellement avec les nématodes sédentaires.

1) Les peroxydases (PO)

Elles catalysent l'oxydation de composés par le peroxyde d'hydrogène: $AH_2 + H_2O_2 \rightarrow A + 2H_2O$. Elles interviennent donc dans de très nombreuses réactions du métabolisme. En ce qui concerne la réaction des plantes aux nématodes, on les rencontre au niveau de la synthèse des lignines à partir des

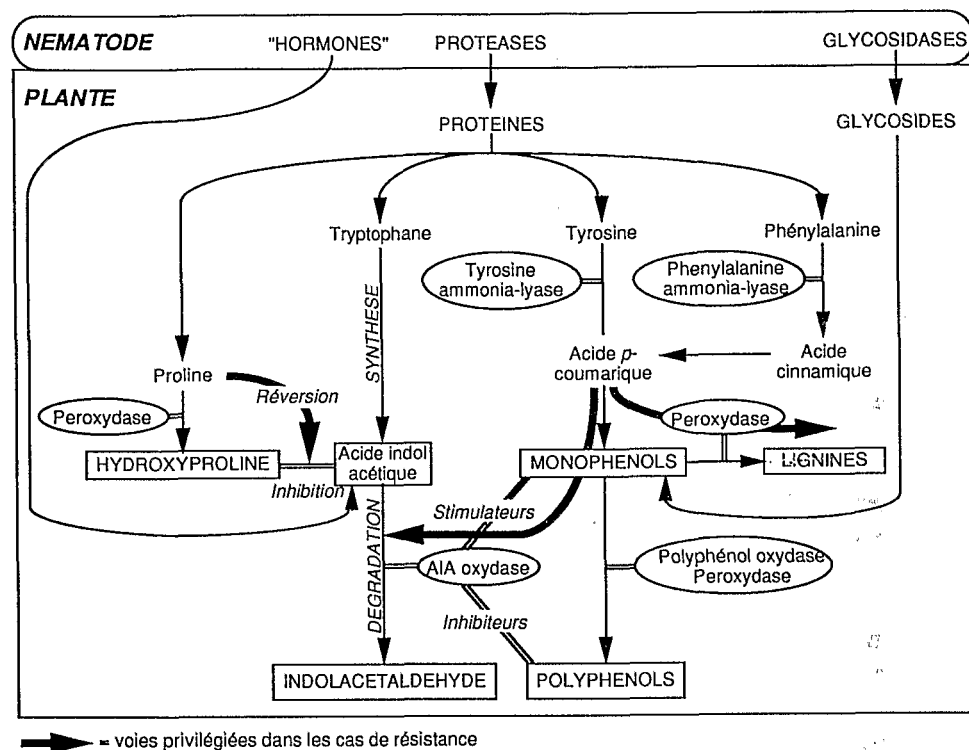


Fig. 3. Diagramme des régulations enzymatiques possibles intervenant dans la relation plante-nématode (Roy, 1981; Giebel, 1982; Premachandran & Dasgupta, 1983a).

monophénols, ou associées aux polyphénol oxydases dans la synthèse des polyphénols, et enfin pour l'hydroxylation de la proline.

De façon constante, la pénétration d'un nématode dans une racine entraîne une augmentation de l'activité PO. Acedo & Rohde (1971) avaient montré que des composés phénoliques s'accumulaient dans les lésions causées par *P. penetrans* sur des racines de chou et que les tissus situés à leur périphérie présentaient une activité PO accrue. Huang *et al.* (1971) ont décrit deux pics d'activité de l'enzyme dans des racines de tomate infestées par *M. incognita*, l'un coïncidant avec la formation des cellules géantes et leur hyperplasie, l'autre lors du développement des femelles. Dans le cas de l'ectoparasite *Longidorus africanus*, Epstein (1972) a mesuré une augmentation d'activité dans les cellules corticales des racines de souci et de vigne.

La comparaison de tomates sensibles et résistantes à *M. incognita* a révélé que, sur plants non infestés, l'activité PO est supérieure dans la variété résistante, et, qu'après inoculation, elle augmente dans les deux variétés mais moins rapidement dans la variété sensible (Chen & Chang, 1980). Mohanty *et al.* (1986) ont obtenu le même résultat sur pois, mais ont observé l'apparition de nouveaux

isozymes de la PO sur les deux variétés après infestation. Ce phénomène n'est pas constant puisque Haseeb *et al.* (1983) n'ont pas remarqué d'augmentation d'activité sur *Solanum nigrum* parasité par *M. incognita*.

Il existe une autre peroxydase (catalase) qui catalyse l'oxydation respiratoire du NADPH en NADP^+ couplée à la libération d'anions superoxyde O_2^- . Ces anions sont toxiques: connus pour leur implication probable dans la mort rapide des cellules animales, ils sont aussi la cause des nécroses associées aux réactions d'hypersensibilité chez les végétaux (Doke & Ohashi, 1988). A l'inverse, une superoxyde dismutase (SOD) catalyse la dismutation du superoxyde en peroxyde ($2\text{O}_2 + 2\text{H}^+ \rightarrow \text{H}_2\text{O}_2 + \text{O}_2$), donc diminue ou supprime la formation des anions. Après infestation de pois par *Heterodera goettingiana*, l'activité de la SOD augmente dans les plants sensibles alors qu'elle diminue dans les plants résistants, et ceci inversement à l'activité PO (Arrigoni *et al.*, 1981). Ces changements d'activité ont été observés dans les mitochondries et les microsomes pour la première enzyme, et seulement dans les microsomes pour la seconde. Le même travail effectué sur pomme de terre parasitée par *G. pallida* et *G. rostochiensis* (Zacheo *et al.*, 1987), et sur tomate parasitée par *M. incognita* (Zacheo *et al.*, 1982) a débouché sur un constat identique. Mais l'analyse des activités en fonction du temps (Zacheo *et al.*, 1983) a révélé que la suractivité PO dans les plants résistants est passagère (maximum atteint 10 jours après inoculation, suivi d'une chute d'activité) alors qu'elle est invariable dans les plants sensibles. Par contre, l'activité SOD augmente dans les plants sensibles et diminue dans les plants résistants. Il est donc admis que le quotient d'activité PO/SOD déterminerait l'établissement d'un mécanisme de résistance dans le cas de nématodes sédentaires. Ce couplage inverse PO/SOD a aussi été révélé dans une réaction non hypersensible: Yamada (1987) a étudié la peroxydation lipidique des membranes cellulaires sur des pins parasités par *B. xylophilus*. Il a mesuré une augmentation de la concentration racinaire de malondialdéhyde, indicateur de la peroxydation des lipides, associée à une élévation du taux de protéines solubles, de l'activité PO—plus rapide dans le xylème que dans le parenchyme cortical—et à une diminution de la SOD dans le xylème. Parmi ces protéines, les protéines riches en hydroxyproline agiraient comme matrice de la lignification catalysée par les peroxydases (Zacheo *et al.*, 1988a). Cependant, l'activité de ces enzymes est sensible à une hausse de température, rendant la résistance réversible (Zacheo *et al.*, 1988b).

2) Les polyphénoloxydases (PPO)

Les deux enzymes les plus importantes sont la tyrosinase qui catalyse l'oxydation des monophénols ($\text{monophénol} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{o-diphénol}$) et la laccase qui catalyse l'oxydation des o-diphénols ($\text{o-diphénol} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{o-quinone} + \text{H}_2\text{O}$).

Ahuja & Ahuja (1980) n'avaient pas détecté d'activité PPO dans des racines de tomate parasitées par *M. incognita*, mais avaient pu la doser dans d'autres

cultures (aubergine, gombo et calebasse). De leur côté, Patel *et al.* (1987) n'avaient pas décelé de modification d'activité. En fait, Ganguly & Dasgupta (1984, 1988) ont mesuré une légère baisse d'activité tout de suite après l'inoculation de plants de tomate, mais elle est suivie d'une augmentation d'activité, aussi bien dans une variété sensible que résistante. Il y a aussi apparition d'isozymes nouveaux dans les deux variétés, mais, à la longue, l'activité de certains d'entre eux diminuerait dans la variété sensible. En 1982, Giebel & Dopierala ont mesuré une plus forte activité PPO dans les racines de pommes de terre résistantes à *G. rostochiensis*, mais seulement après infestation par le nématode. C'est à dire qu'en l'absence de parasite, l'activité est identique dans les variétés sensibles et les variétés résistantes. Bien que les mécanismes d'intervention de ces enzymes soient mal connus, El-Sherif *et al.* (1980) ont mis en évidence un couplage à des systèmes d'oxydo-réduction.

3) Les ammonia-lyases

La phénylalanine ammonia-lyase (PAL) et la tyrosine ammonia-lyase (TAL) catalysent la désamination de la phénylalanine et de la tyrosine respectivement en acide cinnamique et en acide p-coumarique. Elles interviennent donc en amont des peroxydases et des polyphénol oxydases dans les processus de formation des nécroses.

Giebel (1973) fut le premier à étudier les modifications d'activité PAL et TAL dans le cas de réactions d'hypersensibilité causées par *G. rostochiensis* sur pomme de terre. Dans des plants sensibles, l'activité PAL diminuait avec l'âge des plants mais elle était plus forte sur les plants infestés. Il n'observait le même phénomène sur les plants résistants qu'en début d'infestation, l'augmentation étant tardive. De plus, l'activité était plus importante dans la variété résistante, même sans infestation. Concernant la TAL, il a observé les phénomènes inverses. Après traitement des plants sensibles avec les acides coumarique et cinnamique, il a obtenu une diminution du développement des populations de *G. rostochiensis*. La diminution de l'activité PAL après infestation d'une variété sensible a ensuite été confirmée par Chylinska & Knypl (1975) sur racines de carotte parasitées par *M. hapla*. Mais ce caractère de résistance attribué à ces enzymes est réversible par une augmentation de température (Brueske, 1980).

4) L'interface hormonale

Giebel a étudié, sur pomme de terre parasitée par *G. rostochiensis*, l'interface phénols-acide indolacétique (AIA) et l'interface proline-AIA.

Concernant la première interface, Giebel (1970) a trouvé qu'il n'y avait pas de relation entre le degré de résistance et le taux de phénols totaux, mais qu'une corrélation existait avec le quotient monophénols/polyphénols, un rapport élevé favorisant davantage une résistance. L'étude parallèle de l'oxyda-

tion de l'AIA en indolacétaldéhyde a montré que l'activité de l'AIA oxydase dépendait de ce quotient, les polyphénols étant plutôt inhibiteurs. De plus, l'expression de l'AIA oxydase dépendrait aussi de l'acidité du milieu, une diminution du pH intracellulaire au niveau des variétés résistantes favorisant son activité (Giebel *et al.*, 1979). Knypl *et al.* (1975) ont démontré, sur carotte parasitée par *M. hapla*, que la concentration en phénols augmentait dans les racines et que l'activité AIA oxydase y diminuait, mais pas de façon constante dans le temps. Ganguly & Dasgupta (1980) ont alors vérifié que l'activité AIA oxydase dans les plantes sensibles n'était pas due à l'apparition de nouveaux isozymes, et que ces enzymes avaient les mêmes propriétés, qu'elles soient dosées dans des plantes infestées ou pas. Cependant, les pics d'élution de l'AIA oxydase coïncidant avec ceux de la PO, cette dernière pourrait jouer un double rôle selon son type d'expression dans les mécanismes de défense. Bajaj *et al.* (1983, 1985) ont résumé en disant que les PPO augmentent l'oxydation des orthodihydroxyphénols en quinones (polyphénols), lesquelles inhibent les enzymes hydrolytiques.

Quant à la seconde interface, Giebel & Stobieka (1974) ont avancé que le degré de résistance pouvait aussi être sous la dépendance du rapport proline/hydroxyproline, l'hydroxyproline étant un agent inhibiteur de l'activité hormonale de l'AIA, alors que la proline inverserait cette inhibition.

Dans le cas des variétés résistantes, la formation des nécroses provient donc d'une lignification intense et d'une perte d'activité de l'AIA. La lignification est due, non seulement à l'apparition de monophénols à partir des glucosides végétaux hydrolysés par les β -glucosidases du nématode, mais encore à l'activité de la PAL et de la TAL. La perte d'activité de l'AIA serait consécutive à une destruction par l'AIA oxydase sous la dépendance de la balance mono/polyphénols, et à une perte d'activité sous la dépendance de la balance proline/hydroxyproline.

Il faut tout de même préciser que ces phénomènes existent essentiellement dans le cas des réactions d'hypersensibilité rencontrées avec les nématodes sédentaires du type des Heteroderidae. Peut-être sont-ils mieux étudiés avec ces nématodes, en vertu de leur caractère sédentaire (la barrière lignifiée est plus facile à mettre en place). Cependant, dans le cas des nématodes migrateurs, comme les Pratylenchidae, bien des mécanismes physiologiques de la pathologie sont comparables.

Les perturbations histochimiques

Dans le cas des Heteroderidae, Giebel *et al.* (1970) avaient observé un épaississement membranaire des cellules de racines de pomme de terre adjacentes au nématode *G. rostochiensis*, et une expansion radiale de ce phénomène aux cellules proches. Cet épaississement serait dû à l'accumulation membranaire de substances qui réagissent à la coloration des lignines.

Récemment, Khan & Haseeb (1984) notaient que, sur des racines de gombo, les oxydases étaient plus concentrées au niveau du cortex et des faisceaux vasculaires. mais, elles étaient absentes au niveau de plants infestés par *M. incognita*. Ils n'avaient pu détecter la présence de peroxydases. Sur tomate parasitée par le même nématode, Haseeb *et al.* (1986) avaient observé une plus forte concentration d'oxydases et de lignines sur la variété résistante, et cela au niveau du cortex et des faisceaux vasculaires. A nouveau, les peroxydases n'avaient pu être détectées. Les auteurs émettaient l'hypothèse d'une trop faible concentration de ces enzymes.

Pour ce qui concerne les *Pratylenchus*, *P. penetrans* a fait l'objet de nombreuses études. Pitcher *et al.* (1960) avaient observé que les tissus racinaires de pommiers et de pêchers les plus concentrés en phénols sont aussi les plus attaqués par ce nématode. Sur céleri, l'endoderme renferme plus de phénols que l'épiderme et le cortex (Townshend, 1963). *P. penetrans* traverse toutes les couches racinaires, jusqu'à l'endoderme, et ces tissus se nécrosent sur le trajet du nématode. Acedo & Rohde (1971) ont précisé que les phénols s'accumulent dans l'endoderme en avant de la zone trophique du nématode. Cela indique que la production de phénols n'est pas seulement due à la lésion mécanique des cellules par le nématode, mais qu'il existe certainement une production à distance régie par des mécanismes physiologiques. Ceci fut confirmé sur la luzerne, en culture *in vitro* (Townshend & Stobbs, 1981): la présence de polyphénols a été observée dans les cellules endommagées par le nématode. La coloration résulte de l'oxydation des phénols, impliquant la formation de substances semblables à la lignine. Si les phénols sont maintenus sous leur forme réduite à l'aide de l'acide ascorbique, les lésions ne sont pas visibles. La coloration se développe dans l'épiderme et les cellules du parenchyme cortical lésées par le nématode, et plus encore dans l'endoderme et le cylindre central, bien que ces deux tissus ne soient pas infestés.

La comparaison de variétés de tomate sensibles et résistantes à *P. penetrans* (Hung & Rohde, 1973) a montré que ce nématode cause au début une lésion superficielle identique sur les deux variétés. Puis il pénètre dans le cylindre central de la racine, sur la variété sensible, alors qu'il reste confiné dans le cortex sur la variété résistance. Parallèlement, l'acide chlorogénique, plus concentré sur la variété résistante, s'accumule dans l'endoderme. Les composés d'oxydation de l'acide chlorogénique par le nématode seraient un frein à sa progression.

Sur la luzerne, Ahmad & Chen (1983) ont mis en évidence l'induction du métabolisme des lignines par *Hoplolaimus galeatus*. Ce nématode détruit l'épiderme et le cortex, puis s'oriente vers les tissus vasculaires qui brunissent. Ces tissus renferment de la coumarine et de la phénylalanine, précurseurs des lignines par action de la phénylalanine ammonia-lyase.

Cependant, l'identification tissulaire des multiples substances impliquées dans les métabolismes de réaction des plantes aux nématodes, reste fortement

dépendante d'une part de la sensibilité des tests de coloration, d'autre part de l'instabilité de ces substances après la confection des coupes, surtout pour ce qui concerne les substances enzymatiques.

Conclusion

L'incidence des nématodes sur les divers aspects du métabolisme des plantes est donc indéniable. Ils perturbent l'absorption et le transport de l'eau ainsi que des éléments minéraux et organiques dans les racines, dérèglent le fonctionnement photosynthétique, modifient le métabolisme glucidique et protéique. mais, les recherches sur le sujet, ponctuelles et dispersées, ne permettent pas encore de distinguer les effets directs de leurs conséquences. Aucune loi générale ne peut donc être établie.

Les connaissances acquises sur les mécanismes de défense des plantes semblent être à présent plus ordonnées. Cependant, elles ont essentiellement abouti à l'élaboration de modèles théoriques. La plupart des études ont été effectuées sur des systèmes simples combinant généralement une plante (deux variétés à sensibilités différentes) à un nématode (une seule espèce ou un seul genre). Or, si la relation plante-nématode est régie par le comportement variétal, elle n'en dépend pas moins de la nature de l'espèce infestante. Les interactions qui existent entre le nématode et la plante sont donc multiples, et leurs liaisons préférentielles laissent entrevoir la complexité des rapports, et, par conséquent, des mécanismes physiologiques mis en jeu. D'où la difficulté actuelle de standardiser les modèles connus et de rechercher une résistance polyspécifique des plantes aux nématodes.

SUMMARY

Biology of the plant-nematode relationship: physiological changes and the defence mechanism of plants

Studies of the effects of nematodes on the growth and physiology of parasitized plants are usually concerned with mineral nutrition in relation to water intake, photosynthesis, respiration and its associated biosynthesis. Other studies at the interface between the biology of nematodes and their parasitic impact, are concerned with mechanisms of attraction by root exudates. Nitrogen absorption which relies on symbiotic associations with plants, can also be disturbed by plant parasitic nematodes. Although the accumulated knowledge to date is sparse, and the physiological mechanisms examined are numerous, the levels of effects of nematodes on the biology of plants are diverse and are probably related. There are numerous papers on the mechanisms of defence of plants against parasitic nematodes but reviews are scarce.

The intention of this bibliographical review is to survey the research done in the latter field, but also to structure the acquired knowledge in order to find a more general principle. This analysis describes the reactions of the hormonal metabolism, putting into place regulation mechanisms through auxins, cytokinins and ethylene, and of the phenolic pathway which produces chemicals *i*) directly toxic to the nematodes (e.g. phytoalexins), *ii*) that regulate defence reactions (mono-phenols-polyphenols balance), *iii*) that modify tissue development (e.g. lignins). These two branches of metabolism are dependent on enzymatic regulation (peroxydases, polyphenol oxydases, ammonia-lyases) in response to penetration and migration of nematodes in roots; such metabolic activity defines the degree of resistance of plants to nematodes.

REFERENCES

- ABAWI, G. S., VAN ETTEN, H. D. & MAI, W. F. (1971). Phaseollin production by *Pratylenchus penetrans* in *Phaseolus vulgaris*. *Journal of Nematology* **3**, 301.
- ACEDO, J. R. & ROHDE, R. A. (1971). Histochemical root pathology of *Brassica oleracea capitata* L. infected by *Pratylenchus penetrans* (Cobb) Filipjev and Schuurmans Stekhoven (Nematoda: Tylenchidae). *Journal of Nematology* **3**, 62-68.
- AHMAD, M. & CHEN, T. A. (1983). Histological and biochemical pathology of alfalfa roots infected by *Hoplotaimus galeatus* (Cobb, 1913) Thorne, 1935. *Pakistan Journal of Nematology* **15**, 14-17.
- AHUJA, S. & AHUJA, S. P. (1980). Effects of root-knot nematode *Meloidogyne incognita* infection on the peroxidase and polyphenoloxidase activities in the roots of selected vegetables crops. *Nematologia mediterranea* **8**, 207-210.
- ARRIGONI, O. (1979). A biological defense mechanism in plants. Dans: Lamberti, F. & Taylor, C. E. (Eds) *Root-knot nematodes* (*Meloidogyne species*). Systematics, biology and control. London: Academic Press, 457-467.
- ARRIGONI, O., ZACHEO, G., ARRIGONI-LISO, R., BLEVE-ZACHEO, T. & LAMBERTI, F. (1979). Relationship between ascorbic acid and resistance in tomato plants to *Meloidogyne incognita*. *Phytopathology* **69**, 579-581.
- ARRIGONI, O., ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T., ARRIGONI-LISO, R. & LAMBERTI, F. (1981). Changes in superoxidedismutase and peroxidase activities in pea roots infested by *Heterodera goettingiana*. *Nematologia mediterranea* **9**, 189-195.
- ARYA, M. & TIAGI, B. (1982). Changes in total proteins in three carrot cultivars infested with *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **12**, 398-400.
- ARYA, M. & TIAGI, B. (1985). Nucleic acid changes in three carrot cultivars infested with *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **15**, 21-25.
- AYALA, A. & ROMAN, J. (1963). Distribution and host range of the burrowing nematode in Puerto Rican soils. *Journal of Agriculture, University of Puerto Rico* **47**, 28-37.
- BADRA, T. & ELGINDI, D. M. (1979). The relationship between phenolic content and *Tylenchulus semipenetrans* populations in nitrogen-amended citrus plants. *Revue de Nématologie* **2**, 161-164.
- BADRA, T. & KHATTAB, M. M. (1982). Chemically-induced resistance to *Rotylenchulus reniformis* by ethephon growth regulant and relevant pathometabolites in mango seedlings. *Nematologia mediterranea* **10**, 49-56.
- BADRA, T., KHATTAB, M. M. & STINO, G. (1980). Influence of sub- and supra-optimal concentrations of some growth regulators on growth of guava, phenol status, nitrogen concentration and numbers of *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **26**, 157-162.
- BAINS, S. S., JHOOTY, J. S. & SHARMA, N. K. (1984). The relation between cation-ratio and host-resistance to certain downy mildew and root-knot diseases. *Plant and Soil* **81**, 69-74.
- BAJAJ, K. L., ARORA, Y. K. & MAHAJAN, R. (1983). Biochemical differences in tomato cultivars resistant and susceptible to *Meloidogyne incognita*. *Revue de Nématologie* **6**, 143-154.
- BAJAJ, K. L. & MAHAJAN, R. (1977). Phenolic compounds in tomato susceptible and resistant to *Meloidogyne incognita* (Kofoid et White) Chitwood. *Nematologia mediterranea* **5**, 329-333.
- BAJAJ, K. L., SINGH, P. & MAHAJAN, R. (1985). Changes induced by *Meloidogyne incognita* in superoxide dismutase, peroxidase and polyphenol oxidase activity in tomato roots. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* **180**, 543-546.
- BARKER, K. R. & HUSSEY, R. S. (1976). Histopathology of nodular tissues of legumes infected with certain nematodes. *Phytopathology* **66**, 851-855.
- BARKER, K. R. (1985). Nematode extraction and bioassays. Dans: Barker, K. R., Carter, C. C. & Sasser, J. N. (Eds), *An advanced treatise on Meloidogyne. II. Methodology*, IMP, 19-35.
- BARTH, P., STELZER, R. & WYSS, U. (1983). Veränderungen des Mineralstoffhaushaltes in Zuckerrüben nach Befall durch den Zystennematoden *Heterodera schachtii*. *Kali-Briefe (Büntehof)* **16**, 627-638.
- BEEN, T. H. & SCHOMAKER, C. H. (1986). Quantitative analysis of growth, mineral composition and ion balance of the potato cultivar Irene infested with *Globodera pallida* (Stone). *Nematologica* **32**, 339-355.
- BENTLEY, M. D., MAMIYA, Y., YATAGAI, M. & SHIMIZU, K. (1985). Factors in *Pinus* species affecting the mobility of the pine wood nematode, *Bursaphelenchus xylophilus*. *Annals of the Phytopathological Society of Japan* **51**, 556-561.

- BINGEFORS, S. (1982). Nature of inherited nematode resistance in plants. Dans: Harris, K. F. & Maramorosch, K. (Eds), *Pathogens, vectors and plant diseases*, New York: Academic Press, 187-217.
- BIRD, A. F. (1959). The attractiveness of roots to the plant parasitic nematodes *Meloidogyne javanica* and *M. hapla*. *Nematologica* **4**, 322-335.
- BIRD, A. F. (1962). Orientation of the larvæ of *Meloidogyne javanica* relative to roots. *Nematologica* **8**, 275-287.
- BIRD, A. F. (1972). Quantitative studies on the growth of syncytia induced in plants by root-knot nematodes. *International Journal of Parasitology* **2**, 157-170.
- BIRD, A. F. (1974). Plant response to root-knot nematode. *Annual Review of Phytopathology* **12**, 69-85.
- BIRD, A. F. & LOVEYS, B. R. (1975). The incorporation of photosynthetates by *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology* **7**, 111-113.
- BIRD, A. F. & LOVEYS, B. R. (1980). The involvement of cytokinins in a host-parasite relationship between the tomato (*Lycopersicon esculentum*) and a nematode (*Meloidogyne javanica*). *Parasitology* **80**, 497-505.
- BLAKE, C. D. (1962). Some observations on the orientation of *Ditylenchus dipsaci* and invasion of oat seedlings. *Nematologica* **8**, 177-192.
- BLEVE-ZACHEO, T., ZACHEO, G., MELILLO, M. T. & LAMBERTI, F. (1982). Crystal-like structures in plastids of tomato roots, infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematologica mediterranea* **10**, 91-99.
- BOLLA, R., SHAHEEN, F. & WINTER, R. E. K. (1984). Effect of phytotoxin from nematode-induced pinewilt on *Bursaphelenchus xylophilus* and *Ceratocystis ips*. *Journal of Nematology* **16**, 297-303.
- BONETI, J. I. S., FERRAZ, S., BRACA, J. M. & OLIVEIRA, L. M. (1982). Influencia do parasitismo de *Meloidogyne exigua* sobre a absorção de micronutrientes (Zn, Cu, Fe, Mn e B) e sobre o vigor de mudas de cafeeiro. *Fitopatologia Brasileira* **7**, 192-197.
- BRUESKE, C. H. (1980). Phenylalanine ammonia-lyase activity in tomato roots infected and resistant to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Physiological Plant Pathology* **16**, 409-414.
- CHAHAL, P. P. K. & CHAHAL, V. P. S. (1989). Effect of *Meloidogyne incognita* on leghaemoglobin, bacteroids and nitrogenase activity of nodules produced by *Rhizobium* spp., on mungbean (*Vigna radiata* L.) *Pakistan Journal of Nematology* **7**, 21-25.
- CHATTERJEE, A. & SUKUL, N. C. (1981). Total protein content of galled roots as an index of root-knot nematode infestation of lady's finger plants. *Phytopathology* **71**, 372-374.
- CHEN, T. A. & RICH, A. E. (1963). Attraction of *Pratylenchus penetrans* to plant roots. *Plant Disease Reporter* **47**, 504-507.
- CHEN, Y. H. & CHANG, D. C. N. (1980). A study of the histochemical and fine structural changes induced by southern root-nematodes in tomato. *National Science Council Monthly, ROC* **8**, 813-826.
- CHYLINSKA, K. M., KNYPL, J. S. & BRZESKI M. W. (1972). Stimulated protein and RNA synthesis in carrot infested with the northern root-knot nematode *Meloidogyne hapla* Chitw. *Bulletin de l'Académie Polonaise de Sciences, Série Sciences Biologiques* **20**, 209-212.
- CHYLINSKA, K. M. & KNYPL, J. S. (1975). Decreased phenylalanine ammonia-lyase and ribonuclease activity in side roots of carrot infested with the northern root-knot nematode. *Nematologica* **21**, 129-133.
- COOK, R. & EVANS, K. (1987). Resistance and tolerance. Dans: Brown, R. H. & Kerry, B. R. (Eds). *Principles and practice of nematode control in crops*. London: Academic Press, 179-231.
- CROLL, N. A. (1967). The mechanism of orientation in nematodes. *Nematologica* **13**, 17-22.
- DALMASSO, A., LEGOCQ, H. & PITRAT, M. (1987). La résistance des plantes aux ravageurs et aux maladies. Dans: *Integrated pest management, protection intégrée, quo vadis? An international perspective*. Ed. V. Delucchi. Geneva: Parasitis, 85-104.
- DAVIDE, R. G. & MARASIGAN, L. Q. (1985). Yield loss assessment and evaluation of resistance of banana cultivars to the nematodes *Radopholus similis* Thorne and *Meloidogyne incognita* Chitwood. *Philippine Agriculturist* **68**, 335-349.
- DALY, J. M., BELL, A. A. & KRUPKA, L. R. (1961). Respiratory changes during development of rust diseases. *Phytopathology* **51**, 461-471.
- DAVY DE VIRVILLE, J., CHAUVEAU, M. & PERSON-DEDRYVER, F. (1984). Modifications de la croissance et de l'intensité respiratoire de racines de blé infectées par *Heterodera avenae* Woll. *Agronomie* **4**, 813-818.

- DE MAESENEER, J. (1964). Leaf-browning of *Ficus* spp., new host plants of *Aphelenchoides fragariae* (Ritzema Bos). *Nematologica* **10**, 403-408.
- DONEY, D. L., FIFE, J. M. & WHITNEY, E. D. (1971). Quantitative relationships of three free amino-acids in fibrous roots of nematode infected sugarbeet. *Journal of the American Society of Sugar Beet Technologists* **16**, 341-347.
- DROPKIN, V. H. (1969). Cellular responses of plants to nematode infections. *Annual Review of Phytopathology* 101-122.
- DROPKIN, V. H. (1980). *Introduction to plant nematology*. New York, Chichester, Brisbane, Toronto: John Wiley & Sons.
- DUNIWAY, J. M. & SLATYER, R. O. (1971). Gas exchange studies on the transpiration and photosynthesis on tomato leaves affected by *Fusarium oxysporum* f.sp. *lycopersici*. *Phytopathology* **61**, 1377-1381.
- EDMUNDS, J. E. & MAI, W. F. (1967). Effect of *Fusarium oxysporum* on movement of *Pratylenchus penetrans* towards alfalfa roots. *Phytopathology* **57**, 468-471.
- EDONGALI, E. A. & FERRIS, H. (1980). Effects of salinity and *Meloidogyne incognita* infection on the distribution of sodium (Na^+), potassium (K^+) and chloride (Cl^-) in tomatoes. *Libyan Journal of Agriculture* **9**, 115-122.
- EL-SHERIF, M. A., BELAL, M. H. & BADRA, T. (1980). Über die Polyphenoloxydase bei gesunden sowie von *Rotylenchulus reniformis* Lin. et Ol. und *Meloidogyne incognita* Chit. (Nematoda) befallenen tomaten. *Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz* **53**, 10-13.
- ENDO, B. Y. & VEECH, J. A. (1969). The histochemical localization of oxidoreductive enzymes of soybeans infected with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita acrita*. *Phytopathology* **59**, 418-425.
- EPSTEIN, E. (1972). Biochemical changes in terminal root galls caused by an ectoparasitic nematode, *Longidorus africanus*: phenols, carbohydrates and cytokinins. *Journal of Nematology* **4**, 246-250.
- EPSTEIN, E. (1974). Biochemical changes in terminal root galls caused by an ectoparasitic nematode, *Longidorus africanus*: nucleic acids. *Journal of Nematology* **6**, 48-52.
- EVANS, K. & STONE, A. R. (1977). A review of the distribution and biology of the potato cyst-nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *PANS* **23**, 178-189.
- EVANS, K., TRUDGILL, D. L. & BROWN, N. J. (1977). Effects of potato cyst-nematodes on potato plants. V. Root system development in lightly and heavily infected susceptible and resistant varieties, and its importance in nutrient and water uptake. *Nematologica* **23**, 153-164.
- FAGBENLE, H. H. & FILONOW, A. B. (1986). Endogenous cytokinin activity in roots of peanuts susceptible and resistant to *Meloidogyne hapla*. *Phytopathology* **76**, 1139.
- FARKAS, G. L. & KIRALY, Z. (1962). Role of phenolic compounds in the physiology of plant diseases and disease resistance. *Phytopathologie Zeitschrift* **44**, 105-150.
- FASSULIOTIS, G. (1979). Plant breeding for root-knot nematodes. Dans: Lamberti, F. & Taylor, C. E. (Eds), *Root-knot nematodes (Meloidogyne species): systematics, biology and control*. New York: Academic Press, 425-453.
- FASSULIOTIS, G. (1987). Genetic basis of plant resistance to nematodes. Dans: Veech, J. A. & Dickson, D. W. (Eds). *Vistas on nematology*, Hyattsville: Society of Nematologists, 364-371.
- FASSULIOTIS, G. & BHATT, D. P. (1982). Potential of tissue culture for breeding root-knot nematode resistance into vegetables. *Journal of Nematology* **14**, 10-14.
- FATEMY, F. & EVANS, K. (1986a). Growth, water uptake and calcium content of potato cultivars in relation to tolerance of cyst nematodes. *Revue de Nématologie* **9**, 171-179.
- FATEMY, F. & EVANS, K. (1986b). Effects of *Globodera rostochiensis* and water stress on shoot and root growth and nutrient uptake of potatoes. *Revue de Nématologie* **9**, 181-184.
- FATEMY, F., TRINDER, P. K. E., WINGFIELD, J. N. & EVANS, K. (1985). Effects of *Globodera rostochiensis*, water stress and exogenous abscisic acid on stomatal function and water use of Cara and Pentland Dell potato plants. *Revue de Nématologie* **8**, 249-255.
- FERRAZ, E. C. de A., ORCHARD, J. E. & LOPEZ, A. S. (1984). Resposta da pimenteira-doreino à infestação por *Meloidogyne incognita* em relação ao teor de fenois totais. *Revista Theobroma* **14**, 217-227.
- FRANCO, J. (1980). Effect of potato cyst-nematode, *Globodera rostochiensis*, on photosynthesis of potato plants. *Fitopatologia* **15**, 1-6.
- FREIRE, F. C. O. & BRIDGE, J. (1985). Biochemical changes induced in roots and xylem sap of black pepper by *Meloidogyne incognita*. *Fitopatologia Brasileira* **10**, 483-497.

- FRIEND, J. & THRELFALL, D. R. (1976). *Biochemical aspects of plant-parasite relationships*. London, New York, San Francisco: Academic Press.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D. R. (1980). Purification and some properties of peroxidase and IAA-oxidase from resistant and susceptible varieties of *Lycopersicon esculentum* infested with root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **10**, 189-204.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D. R. (1984). Sequential development of polyphenol oxidase (EC. 1.14.18.1.) in resistant and susceptible tomatoes inoculated with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea* **12**, 15-22.
- GANGULY, S. & DASGUPTA, D. R. (1988). Polyphenol oxidase from "apparently healthy" roots of tomato variety Pusa Ruby infected by *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **18**, 154-155.
- GERMANI, G., CUANY, A. & MERNY, G. (1982). L'analyse factorielle des correspondances appliquée à l'influence de deux nématodes sur la croissance de l'arachide et sa fixation symbiotique de l'azote. *Revue de Nématologie* **5**, 161-168.
- GERMANI, G., MUGNIER, J. & DOMMERGUES, Y. (1984). Influence of pathogenic nematodes on nodulation and seed yield of soybeans in Senegal. *Revue de Nématologie* **7**, 335-340.
- GERMANI, G., OLLIVIER, B. & DIEM, H. G. (1981). Interaction of *Scutellonema cavenessi* and *Glomus mosseae* on growth and N₂ fixation of soybean. *Revue de Nématologie* **4**, 277-280.
- GIEBEL, J. (1970). Phenolic content in roots of some Solanaceae and its influence on IAA-oxydase activity as an indicator of resistance to *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* **16**, 22-32.
- GIEBEL, J. (1973). Phenylalanine and tyrosine ammonia-lyase activities in potato roots and their significance in potato resistance to *Heterodera rostochiensis*. *Nematologica* **19**, 1-6.
- GIEBEL, J. (1974). Biochemical mechanisms of plant resistance to nematodes: a review. *Journal of Nematology* **6**, 175-184.
- GIEBEL, J. (1979). A hypothetical role of both plant β -glucosidase and phosphatase in host tissue response to *Globodera rostochiensis*. *Bulletin de l'Académie Polonaise de Sciences, Série Sciences Biologiques* **27**, 341-344.
- GIEBEL, J. (1982). Mechanism of resistance to plant nematodes. *Annual Review of Phytopathology* **20**, 257-279.
- GIEBEL, J. & DOPIERALA, U. (1982). Phenol-oxidase activity in resistant and susceptible potato roots infected with the golden nematode (*Globodera rostochiensis* Woll.). *Prace Naukowe IOR Poznan* **24**, 23-26.
- GIEBEL, J., JACKOWIAK, N. & ZIELINSKA, L. (1979). Indoleacetic acid decarboxylase in resistant and susceptible potato roots infected with *Globodera rostochiensis*. *Bulletin de l'Académie Polonaise de Sciences, Série Sciences Biologiques* **27**, 335-339.
- GIEBEL, J., KRENZ, J. & WILSKI, A. (1970). The formation of lignin-like substances in roots of resistant potatoes under the influence of *Heretodera rostochiensis* larvae. *Nematologica* **16**, 601.
- GIEBEL, J. & STOBIECKA, M. (1974). Role of amino acids in plant tissue response to *Heterodera rostochiensis*. I. Protein prolin and hydroxyproline content in roots of susceptible and resistant solanaceous plants. *Nematologica* **20**, 407-414.
- GILL, J. S. & UPPAL, D. S. (1977). Phenolic and sugar contents of *Zinnia elegans* leaves infested with *Aphelenchoides ritzemabosi*. *Indian Journal of Nematology* **7**, 157-159.
- GLAZER, I., APELBAUM, A. & ORION, D. (1984). Reversal of nematode-induced growth retardation in tomato plants by inhibition of ethylene action. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* **109**, 886-889.
- GLAZER, I., APELBAUM, A. & ORION, D. (1985). Effect of inhibitors and stimulators of ethylene production on gall development in *Meloidogyne javanica*-infected tomato roots. *Journal of Nematology* **17**, 145-149.
- GLAZER, I. & ORION, D. (1984). Influence of urea, hydroxyurea, and thiourea on *Meloidogyne javanica* and infected excised tomato roots in culture. *Journal of Nematology* **16**, 125-130.
- GLAZER, I., ORION, D. & APELBAUM, A. (1983). Interrelationships between ethylene production, gall formation, and root-knot nematode development in tomato plants infected with *Meloidogyne javanica*. *Journal of Nematology* **15**, 539-544.
- GOKTE, N., DASGUPTA, D. R. & SWARUP, G. (1988). Studies on some biochemical and histochemical changes in *Anguina tritici*-infected tissues. *Indian Journal of Nematology* **18**, 99-103.
- GOMEZ, P. L., PLAISTED, R. L. & THURSTON, H. D. (1983). Combining resistance to *Meloidogyne incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*, and *Pseudomonas solanacearum* in potatoes. *American Potato Journal* **60**, 353-360.

- GOMMERS, F. J. (1981). Biochemical interactions between nematodes and plants and their relevance to control. *Helminthological Abstracts, Series B* **50**, 9-24.
- GOODMAN, R. N., KIRALY, Z. & WOOD, K. R. (1986). *The biochemistry and physiology of plant disease*. Columbia: University of Missouri Press.
- GOWEN, S. R. (1976). Varietal responses and prospects for breeding nematode resistant banana varieties. *Nematropica* **6**, 45-49.
- GRIFFITHS, B. S. & ROBERTSON, W. M. (1983). Nuclear changes induced by the nematode *Longidorus elongatus* in root-tips of ryegrass, *Lolium perenne*. *Histochemical Journal* **15**, 927-934.
- GRIFFITHS, B. S. & ROBERTSON, W. M. (1984a). Morphological and histochemical changes occurring during the life-span of root-tip galls on *Lolium perenne* induced by *Longidorus elongatus*. *Journal of Nematology* **16**, 223-229.
- GRIFFITHS, B. S. & ROBERTSON, W. M. (1984b). Nuclear changes induced by the nematode *Xiphinema diversicaudatum* in root-tips of strawberry. *Histochemical Journal* **16**, 265-273.
- GRIFFITHS, B. S., ROBERTSON, W. M. & TRUDGILL, D. L. (1982). Nuclear changes induced by nematodes *Xiphinema diversicaudatum* and *Longidorus elongatus* in root-tips of perennial ryegrass, *Lolium perenne*. *Histochemical Journal* **14**, 719-730.
- GUEROUT, R. (1971). Importance relative des champignons du sol et des nématodes sur la croissance des ananas. *Fruits* **26**, 287-293.
- HACKNEY, R. W. & DICKERSON, O. J. (1975). Marigold, castor bean, and chrysanthemum as controls of *Meloidogyne incognita* and *Pratylenchus alleni*. *Journal of Nematology* **7**, 84-90.
- HALLIWELL, B. (1977). Generation of the superoxide radical during the peroxidatic oxidation of NADH by catalase at acid pH values. *FEBS Letters* **80**, 291-293.
- HANKS, R. W. & FELDMAN, A. W. (1963). Comparison of free amino acids and amides in roots of healthy and *Radopholus similis*-infected grapefruit seedlings. *Phytopathology* **53**, 419-422.
- HANOUNIK, S. B. & OSBORNE, W. W. (1975). Influence of *Meloidogyne incognita* on the content of amino acids and nicotine in tobacco grown under gnotobiotic conditions. *Journal of Nematology* **7**, 332-336.
- HARRISON, R. E. & SMART, G. C. Jr. (1975a). Movement of *Trichodorus christiei* and *Trichodorus proximus* through soil towards roots of tomato plants. *Journal of Nematology* **7**, 323-324.
- HARRISON, R. E. & SMART, G. C. Jr. (1975b). Vertical distribution of *Trichodorus christiei* and *Trichodorus proximus* relative to soil moisture. *Journal of Nematology* **7**, 324.
- HASEEB, A., KHAN, A. M. & SAXENA, S. K. (1983). Studies on histochemical changes induced by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* in *Solanum nigrum* root. *Indian Journal of Nematology* **13**, 113-115.
- HASEEB, A., KHAN, A. M. & SAXENA, S. K. (1986). The histochemical localization of oxidase, peroxidase and lignin in the roots of tomato infected by the root-knot nematode. *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **16**, 263.
- HAYNES, R. L. & JONES, C. M. (1976). Effects of the Bi locus in cucumber on reproduction, attraction, and response of the plant to infection by the southern root-knot nematode. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* **101**, 422-424.
- HEDIN, P. A., SHEPHERD, R. L. & KAPPELMAN, A. J., Jr. (1984). Evaluation of cotton polyphenols as factors of resistance to root-knot nematode and *Fusarium* wilt. *Journal of Agriculture and Food Chemistry* **32**, 633-638.
- HOWELL, R. K. & KRUSBERG, L. R. (1966). Changes in concentrations of nitrogen and free and bound amino acids in alfalfa and pea infected by *Ditylenchus dipsaci*. *Phytopathology* **56**, 1170-1177.
- HUANG, J.-S. & BARKER, K. R. (1983). Influence of *Heterodera glycines* on leghemoglobins of soybean nodules. *Phytopathology* **73**, 1002-1004.
- HUANG, J.-S. & BARKER, K. R. (1986). Radioimmunoassay of glyceollin I in soybean roots infected with race 1 of *Heterodera glycines*. *Phytopathology* **76**, 1139.
- HUANG, J.-S., BARKER, K. R. & VAN DYKE, C. G. (1984). Suppression of binding between rhizobia and soybean roots by *Heterodera glycines*. *Phytopathology* **74**, 1381-1384.
- HUANG, J.-S. & GOODMAN, R. N. (1985). Recognition of pathogenic and saprophytic bacteria by tobacco leaf cells, reflected as changes in respiratory rates. *Acta Phytopathologia Hungaria* **20**, 7-15.
- HUANG, C. S., LIN, L. H. & HUANG, S. P. (1971). Alterations in peroxidase activities induced by root-knot nematode on tomato. *Botanical Bulletin of the Academia Sinica* **12**, 74-83.

- HUGON, R. & PICARD, H. (1988). Relations spatiales entre taches et nécroses racinaires et nématodes endoparasites chez le bananier. *Fruits* **43**, 491-497.
- HUNG, C. L. & ROHDE, R. A. (1973). Phenol accumulation related to resistance in tomato to infection by root-knot and lesion nematodes. *Journal of Nematology* **5**, 253-258.
- HUSSEY, R. S. & BARKER, K. R. (1976). Influence of nematodes and light sources on growth and nodulation of soybean. *Journal of Nematology* **8**, 48-52.
- IKEDA, T. & SUSAKI, T. (1984). Influence of pine-wood nematodes on hydraulic conductivity and water status in *Pinus thunbergii*. *Journal of the Japan Forestry Society* **66**, 412-420.
- INGRAM, D. S. & WILLIAMS, P. H. (1982). *Advances in plant pathology*. Vol. 1. London: Academic Press.
- ISHIBASHI, N. & SHIMIZU, K. (1970). Gall formation by root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoed et White, 1919) Chitwood, 1949, in the grafted tomato plants, and accumulation of phosphates on the gall tissues. *Applied Entomology and Zoology* **5**, 105-111.
- JAIRAJPURI, M. S. & AZMI, M. I. (1978). Aggregation and repulsion of nematodes at pH gradients. *Nematologia mediterranea* **6**, 107-112.
- JAYAPRAKASH, A., RAO, Y. S. & MOHANDAS, C. (1981). Biochemical changes in rice associated with the rice-root nematode, *Hirschmanniella oryzae* infestations. *Current Science* **50**, 186-187.
- JOCKUSH, H. & JOCKUSH, B. (1968). Early cell death caused by TMV mutants with defective coat proteins. *Molecular and General Genetics* **102**, 204-209.
- KACZMARECK, U. & GIEBEL, J. (1979). Disturbances of plant cell mitosis caused by *Globodera rostochiensis* and some plant tissue substances. *Bulletin de l'Académie Polonaise de Sciences, Série Sciences Biologiques* **27**, 969-974.
- KÄMPFE, L. (1960). Die räumliche Verteilung des Primärbefalls von *Heterodera schachtii* Schmidt in den Wirtswurzeln. *Nematologica* **5**, 18-26.
- KAPLAN, D. T. & DAVIS, E. L. (1987). Mechanisms of plant incompatibility with nematodes. Dans: Veech, J. A. & Dickson, D. W. (Eds), *Vistas on nematology*, Hyattsville: Society of Nematologists, 267-276.
- KAPLAN, D. T. & KEEN, N. T. (1980). Mechanisms conferring plant incompatibility to nematodes. *Revue de Nématologie* **3**, 123-134.
- KAPLAN, D. T., KEEN, N. T. & THOMASON, I. J. (1980a). Association of glyceollin with the incompatible response of soybean roots to *Meloidogyne incognita*. *Physiological Plant Pathology* **16**, 309-318.
- KAPLAN, D. T., KEEN, N. T. & THOMASON, I. J. (1980b). Studies on the mode of action of glyceollin in soybean incompatibility to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Physiological Plant Pathology* **16**, 319-325.
- KAPLAN, D. T., TATTER, T. A. & ROHDE, R. A. (1976). Reduction of electrical resistance in sunflower roots infected with lesion nematodes. *Phytopathology* **66**, 1262-1264.
- KATO, S. & MISAWA, T. (1972). Studies on the infection and the multiplication of plant viruses. VI. Analysis of metabolic changes in tobacco tissue infected with cucumber mosaic virus. *Annals of the Phytopathology Society of Japan* **38**, 342-349.
- KHAN, A. M. & HASEEB, A. (1984). Histological localization of certain enzymes in the roots of *Abelmoschus esculentus* induced by *Meloidogyne incognita*. Environment and biotic-interaction. *Proc. VIIth All India Symposium of Environmental Biologists*, Dec. 1981.
- KIMPINSKY, J. (1979). Root lesion nematodes in potatoes. *American Potato Journal* **56**, 79-86.
- KIRALY, Z. & FARKAS, G. L. (1957). On the role of ascorbic oxidase in the parasitically increased respiration of wheat. *Archives of Biochemistry and Biophysics* **66**, 474-485.
- KLINGLER, J. (1972). The effect of single and combined heat and CO₂ stimuli at different ambient temperatures on the behavior of two plant-parasitic nematodes. *Journal of Nematology* **4**, 95-100.
- KNYPL, J. S., CHYLINSKA, K. M. & BRZESKI, M. W. (1975). Increased level of chlorogenic acid and inhibitors of indolyl-3 acetic acid oxidase in roots of carrot infested with northern root-nematode. *Physiological Plant Pathology* **6**, 51-64.
- KO, M. P., BARKER, K. R. & HUANG, J.-S. (1984). Nodulation of soybeans as affected by half-root infection with *Heterodera glycines*. *Journal of Nematology* **16**, 97-105.
- KO, M. P., HUANG, P.-Y., HUANG, J.-S. & BARKER, K. R. (1984). Accumulation of phytoferritin and starch granules in developing nodules of soybean roots infested with *Heterodera glycines*. *Phytopathology* **75**, 159-164.

- KO, M. P., HUANG, P.-Y., HUANG, J.-S. & BARKER, K. R. (1985). Phytoferritin and starch granules in developing nodules of cyst-nematode-infected soybeans. *Phytopathology* **74**, 831.
- KOCHBA, J. & SAMISH, R. M. (1971). Effect of kinetin and 1-naphthylacetic acid on root-knot nematodes in resistant and susceptible peach rootstocks. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* **96**, 458-461.
- KOTCON, J. B. & LORIA, R. (1986). Influence of *Pratylenchus penetrans* on plant growth and water relations in potato. *Journal of Nematology* **18**, 385-392.
- KRUPKA, L. R. (1959). Metabolism of oats susceptible to *Helminthosporium victoriae* and victorin. *Phytopathology* **49**, 587-594.
- KRUSBERG, L. R. (1960). Hydrolitic and respiratory enzymes of species of *Ditylenchus* and *Pratylenchus*. *Phytopathology* **50**, 9-22.
- KRUSBERG, L. R. (1963). Host response to nematode infection. *Annual Review of Phytopathology* **1**, 219-240.
- LAFON, J.-P., THARAUD-PRAYER, C. & LEVY, G. (1988). *Biologie des plantes cultivées. Tome 1. Organisation. Physiologie de la nutrition*. Technique et documentation Lavoisier, Paris.
- LAVALLEE, W. H. & ROHDE, R. A. (1962). Attractiveness of plant roots to *Pratylenchus penetrans* (Cobb). *Nematologica* **8**, 252-260.
- LEE, Y. B. & EVANS, A. A. F. (1973). Correlation between attractions and susceptibilities of rice varieties to *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942. *Korean Journal of Plant Protection* **12**, 147-151.
- LEWIS, S. A. (1987). Nematode-plant compatibility. Dans: Veech, J. A. & Dickson, D. W. (Eds), *Vistas on nematology*, Hyattsville: Society of Nematologists, 246-252.
- LEWIS, S. A. & McCLURE, M. A. (1975). Free amino acids in roots of infected cotton seedlings resistant and susceptible to *Meloidogyne incognita*. *Journal of Nematology* **7**, 10-15.
- LOVEYS, B. R. & BIRD, A. F. (1973). The influence of nematodes on photosynthesis in tomato plants. *Physiological Plant Pathology* **3**, 525-529.
- LOWNSBERY, B. F. & VIGLIERCHIO, D. R. (1961). Importance of response of *Meloidogyne hapla* to an agent from germinating tomato seeds. *Phytopathology* **51**, 219-221.
- LUC, M., LESPINAT, P. & SOUCHAUD, B. (1969). Marquage direct de *Hemicycliophora paradoxa* par le phosphore radioactif. Utilisation pour l'étude des déplacements des nématodes phytoparasites dans le sol. *Nematologica* **15**, 35-43.
- LUC, M. & REVERSAT, G. (1985). Possibilités et limites des solutions génétiques aux affections provoquées par les nématodes sur les cultures tropicales. *Comptes Rendus de l'Académie d'Agriculture de France* **71**, 781-791.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S. K. (1985). Changes in amino acid content in different cultivars of tomato and eggplant as a result with *Rotylenchulus reniformis* Linford & Oliveira 1940. *Bangladesh Journal of Botany* **14**, 1-6.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S. K. (1986a). Effect of age of tomato seedlings at time of inoculation with *Rotylenchulus reniformis* on growth changes in phenolics in plants and reproduction of the nematode. *Pakistan Journal of Nematology* **4**, 27-33.
- MAHMOOD, I. & SAXENA, S. K. (1986b). Relative susceptibility of different cultivars of tomato to *Rotylenchulus reniformis* in relation to changes in phenolics. *Revue de Nématologie* **9**, 89-91.
- MASOOD, A. & SAXENA, S. K. (1980). Nucleic acid changes in three tomato varieties infected with *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **10**, 102-104.
- MELAKEBERHAN, H., BROOKE, R. C., WEBSTER, J. M. (1986). Relationship between physiological response of French beans of different age to *Meloidogyne incognita* and subsequent yield loss. *Plant Pathology* **35**, 203-213.
- MELAKEBERHAN, H., BROOKE, R. C., WEBSTER, J. M. & D'AURIAS, J. M. (1985). The influence of *Meloidogyne incognita* on the growth, physiology and nutrient content of *Phaseolus vulgaris*. *Physiological Plant Pathology* **26**, 259-268.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J. M. & BROOKE, R. C. (1984). Improved techniques for measuring exchange rate of *Meloidogyne* infected bean plants. *Nematologica* **30**, 213-221.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J. M., BROOKE, R. C. & D'AURIAS, J. M. (1988). Effect of KNO₃ on CO₂ exchange rate, nutrient concentration and yield of *Meloidogyne incognita* infected beans. *Revue de Nématologie* **11**, 391-397.
- MELAKEBERHAN, H., WEBSTER, J. M., BROOKE, R. C., D'AURIAS, J. M. & CACKETTE, M. (1987). Effect of *Meloidogyne incognita* on plant nutrient concentration and its influence on the physiology of beans. *Journal of Nematology* **19**, 324-330.

- MEON, S., FISHER, J. M. & WALLACE, H. R. (1978). Changes in free proline following infection of plants with either *Meloidogyne javanica* and *Agrobacterium tumefaciens*. *Physiological Plant Pathology* **12**, 251-256.
- MOHANTY, K. C., GANGULY, A. K. & DASGUPTA, D. R. (1986). Development of peroxidase (EC 1.11.1.7) activities in susceptible and resistant cultivars of cowpea inoculated with the root-knot nematode *Meloidogyne incognita*. *Indian Journal of Nematology* **16**, 252-256.
- MONDY, N. I., CHANDRA, S. & EVANS, W. D. (1985). Enzymatic discoloration and phenolic content of potato tubers from cultivars resistant and susceptible to the golden nematode. *American Potato Journal* **62**, 207-213.
- MONTALBANI, P. & BUCHANAN, B. B. (1974). Effects of rust infection on photophosphorylation by isolated chloroplasts. *Physiological Plant Pathology* **4**, 191-196.
- MOTSINGER, R. E., MOODY, E. H. & GAY, C. M. (1977). Reaction of certain French marigold (*Tagetes patula*) cultivars to three *Meloidogyne* spp. *Journal of Nematology* **9**, 278.
- MOUNTAIN, W. B. (1960). Theoretical considerations of plant-nematode relationships. Dans: Sasser, J. N. & Jenkins, W. R. (Eds), *Nematology*. University of California Press, 419-431.
- NAGESH, M. & DHAWAN, S. C. (1988). Effect of inoculum density of *Heterodera avenae* on photosynthetic efficiency, chlorophyll, and mineral contents of wheat. *Indian Journal of Nematology* **18**, 40-43.
- NASR, T. A., IBRAHIM, I. K. A., EL-AZAB, E. M. & HASSAN, M. W. A. (1980). Effect of root-knot nematodes on the mineral, amino acid and carbohydrate concentrations of almond and peach rootstocks. *Nematologica* **26**, 133-138.
- NYCZEPIR, A. P., REILLY, C. C. & OKIE, W. R. (1987). Effect of initial population density of *Crictonemella xenoplax* on reducing sugars, free amino acids, and survival of peach seedlings over time. *Journal of Nematology* **19**, 296-303.
- ODANI, K., SASAKI, S., NISHIYAMA, Y. & YAMAMOTO, N. (1985). Early symptom development of the pinewilt disease by hydrolytic enzymes produced by the pinewood nematodes. Cellulase as a possible candidate of the pathogen. *Journal of the Japan Forestry Society* **67**, 366-372.
- OKU, H. (1988). Role of phytotoxins in pinewilt disease. *Journal of Nematology* **20**, 245-251.
- ORION, D. (1973). Studies on plant root-knot nematode interrelationships. *OEPP/EPPO Bulletin* **9**, 67-71.
- ORION, D. (1974). An inhibitory effect of phosphon D on the development of the root-knot nematode *Meloidogyne javanica*. *Nematologica* **20**, 415-418.
- PARTHASARATHY, S. & DASGUPTA, D. R. (1984). Changes in ³²P labelled RNA fractions from tomato roots inoculated with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita* (Kofoid & White) Chitwood. *Journal of Nuclear Agriculture and Biology* **13**, 10-15.
- PATEL, Y. C., PATEL, D. J. & SHUKLA, Y. M. (1987). Biochemical changes due to root-knot nematodes trapping in castor root. *International Nematology Network Newsletter* **4**, 3-4.
- PINKERTON, J. N., MOJTAHEDI, H., SANTO, G. S. & O'BANNON, J. H. (1987). Vertical migration of *Meloidogyne chitwoodi* and *M. hapla* under controlled temperature. *Journal of Nematology* **19**, 152-157.
- PINOCHET, J. & ROWE, P. R. (1978). Reaction of two banana cultivars to three different nematodes. *Plant Disease Reporter* **62**, 727-729.
- PINOCHET, J. & ROWE, P. R. (1979). Progress in breeding for resistance to *Radopholus similis* on bananas. *Nematropica* **9**, 76-77.
- PITCHER, R. S. (1967). The host-parasite relations and ecology of *Trichodorus viruliferus* on apple roots, as observed from an underground laboratory. *Nematologica* **13**, 547-557.
- PITCHER, R. S., PATRICK, Z. A. & MOUNTAIN, W. B. (1960). Studies on the host-parasite relations of *Pratylenchus penetrans* (Cobb) to apple seedlings. *Nematologica* **5**, 309-314.
- POEHLING, H. M., WYSS, U. R. & NEUHOFF, V. (1980). Microanalysis of free amino acids in the aseptic host-parasite system of *Ficus carica* and *Xiphinema index* (Nematoda). *Physiological Plant Pathology* **16**, 49-62.
- POSKUTA, J. W., DROPKIN, V. H. & NELSON, C. J. (1986). Photosynthesis, photorespiration, and respiration of soybean after infection with root nematodes. *Phyotosynthetica* **20**, 405-410.
- POZSAR, B. I. & KIRALY, Z. (1958). Effect of rust infection on oxidative phosphorylation of wheat leaves. *Nature* **182**, 1686-1687.
- PRASAD, J. S., RAMANA, K. V. & RAO, Y. S. (1982). Metabolic changes in rice due to migratory endoparasitic root nematodes. *Journal of Research, Assam Agricultural University* **3**, 72-75.

- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983a). Changes in nucleotide composition of the plant RNA during infection by *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea* **11**, 73-78.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983b). Changes in nucleic acids and ribonuclease in tomato plants during infection by the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Revue de Nématologie* **6**, 33-38.
- PREMACHANDRAN, D. & DASGUPTA, D. (1983c). A theoretical model for plant-nematode interaction. *Revue de Nématologie* **6**, 311-314.
- PRICE, N. S., CLARKSON, D. T. & HAGUE, N. G. M. (1982). The uptake of potassium and phosphorus in oats infested with the cereal cyst nematode, *Heterodera avenae* Woll. *Revue de Nématologie* **5**, 321-325.
- PRICE, N. S. & SANDERSON, J. (1984). The translocation of calcium from oat roots infected by the cereal cyst nematode *Heterodera avenae* (Woll.). *Revue de Nématologie* **7**, 239-243.
- PROT, J.-C. (1975). Recherches concernant le déplacement des juvéniles de *Meloidogyne* spp. vers les racines. *Cahiers ORSTOM, Série Biologie* **10**, 251-262.
- PROT, J.-C. (1978a). Vertical migration of four natural populations of *Meloidogyne*. *Revue de Nématologie* **1**, 109-112.
- PROT, J.-C. (1978b). Behaviour of juveniles of *Meloidogyne javanica* in salt gradients. *Revue de Nématologie* **1**, 135-142.
- PROT, J.-C. (1979a). Influence of concentration gradients of salts on the behaviour of four plant parasitic nematodes. *Revue de Nématologie* **2**, 11-16.
- PROT, J.-C. (1979b). Horizontal migrations of second stage juveniles of *Meloidogyne javanica* in sand in concentration gradients of salts and in a moisture gradient. *Revue de Nématologie* **2**, 17-21.
- PROT, J.-C. (1980). Migration of plant-parasitic nematodes towards plant roots. *Revue de Nématologie* **3**, 305-318.
- QUÉNÉHERVÉ, P. (1988a). Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 2. Influence of soil texture, pH and organic matter on nematode populations. *Revue de Nématologie* **11**, 245-251.
- QUÉNÉHERVÉ, P. (1988b). Population of nematodes in soils under banana cv. Poyo in the Ivory Coast. 3. Seasonal dynamics of population in mineral soil. *Revue de Nématologie* **12**, 149-160.
- QUÉNÉHERVÉ, P. & CADET, P. (1982). Sampling problems of endoparasitic nematodes of two tropical perennial crops: sugarcane and banana. *XVth International Symposium S.E.N., St. Andrews, Scotland, Aug. 30th-Sept. 3rd 1982 (Abstr.)*.
- RAJA, A. & DASGUPTA, D. R. (1986). Enhanced synthesis of messenger RNA in relation to resistance-expression in cowpea (*Vigna unguiculata*) infected with the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Revue de Nématologie* **9**, 35-48.
- RAO, Y. S., JAYAPRAKASH, A. & MOHANTY, J. (1988). Nutritional disorders in rice due to infestation by *Heterodera oryzae* and *Meloidogyne graminicola*. *Revue de Nématologie* **11**, 375-380.
- RAVICHANDRA, N. G. & KRISHNAPPA, K. (1985). Reaction of banana cultivars popularly grown in Karnataka to the burrowing nematode, *Radopholus similis* (Cobb, 1893) Thorne 1949. *Indian Journal of Nematology* **15**, 1985.
- REBOIS, R. V., EPPS, J. M. & HARTWIG, E. E. (1970). Correlation of resistance in soybeans to *Heterodera glycines* and *Rotylenchulus reniformis*. *Phytopathology* **60**, 695-700.
- REZK, M. A., IBRAHIM, I. K. A. & IBRAHIM, A. A. M. (1987). Effect of root-knot nematodes on the phenolic contents of barley and wheat. *Nematologia mediterranea* **15**, 259-263.
- RICH, J. R., KEEN, N. T. & THOMASON, I. J. (1977). Association of coumestans with the hypersensitivity of Lima bean roots to *Pratylenchus scribneri*. *Physiological Plant Pathology* **10**, 105-116.
- RINAUDO, G. & GERMANI, G. (1981). Effect of the nematodes *Hirschmaniella oryzae* and *H. spinicaudata* on the N_2 fixation in the rice rhizosphere. *Revue de Nématologie* **4**, 171-172.
- ROBINSON, M. P., ATKINSON, H. J. & PERRY, R. N. (1988). The association and partial characterization of a fluorescent hypersensitive response of potato roots to the potato cyst nematodes *Globodera rostochiensis* and *G. pallida*. *Revue de Nématologie* **11**, 99-107.
- ROBINSON, R. A. (1969). Disease resistance terminology. *Review of Applied Mycology* **48**, 593-606.
- RODE, H. (1962). Untersuchungen über das Wandervermögen von Larven des Kartoffelnematoden (*Heterodera rostochiensis* Woll.) in Modellversuchen mit verschiedenen Bodenarten. *Nematologica* **7**, 74-82.
- ROHDE, R. A. (1965). The nature of resistance in plants to nematodes. *Phytopathology* **55**, 1159-1162.

- ROHDE, R. A. & JENKINS, W. R. (1958). Basis for resistance of *Asparagus officinalis* var. *altitia* L., to stubby root nematode *Trichodorus christiei* (Allen, 1957). *University of Maryland Agricultural Experiment Station Bulletin A-97*, 1-20.
- ROY, T. K. (1981). Biochemical aspects of host-parasite relationships in plant parasitic nematodes. *Proceedings of the Indian National Science Academy B47*, 919-936.
- RUSSEL, G. E. (1978). *Plant breeding for pest and disease resistance*. London: Butterworth.
- SAWHNEY, R. & WEBSTER, J. M. (1975). The role of plant growth hormones in determining the resistance of tomato plants to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **21**, 95-103.
- SAXENA, A. P. (1972). Studies on free amino acid content in *Meloidogyne javanica* Treub and in root-knots of jute plant. *Zeitschrift für Parasitenkunde* **40**, 101-105.
- SEINHORST, J. W. (1981). Water consumption of plants attacked by nematodes and mechanisms of growth reduction. *Nematologica* **27**, 34-51.
- SHAHEEN, F., WINTER, R. E. K. & BOLLA, R. I. (1984). Phytotoxin production in *Bursaphelenchus xylophilus*-infected *Pinus sylvestris*. *Journal of Nematology* **16**, 57-61.
- SIDHU, G. S. & WEBSTER, J. M. (1981). Genetics of plant-nematode interactions. Dans: Zuckerman, B. M. & Rohde, R. A. (Eds), *Plant parasitic nematodes*, Vol. III, New York: Academic Press, 61-87.
- SINGH, B. & CHOUDHURY, B. (1973). The chemical characteristics of tomato cultivars resistant to root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.). *Nematologica* **19**, 443-448.
- SINGH, D. B. & REDDY, P. P. (1985). Nature of resistance to *Meloidogyne incognita* in cowpea, *Vigna unguiculata*. *Nematologia mediterranea* **13**, 127-132.
- SINGH, D. B., REDDY, P. P. & SYAMUSUNDAR, J. (1984). Histological, histopathological and histochemical investigations on root-knot nematode resistant and susceptible lines of cowpea. *Nematologia mediterranea* **12**, 213-219.
- SINGH, S. P., PANT, V., KHAN, A. M. & SAXENA, S. K. (1983). Attractiveness of *Meloidogyne incognita* larvae to roots of tomato and changes in biochemical content of plants as affected by oilcakes and nematicides. *Nematologia mediterranea* **11**, 115-118.
- SITARAMAIAH, K. & PATHAK, K. N. (1979). Effect of phenolics and an aromatic acid on *Meloidogyne javanica* infecting tomato. *Nematologica* **25**, 281-287.
- SPIEGEL, Y., COHN, E. & KAFKAFI, U. (1982). The influence of ammonium and nitrate nutrition of tomato plants on parasitism by the root-knot nematode. *Phytoparasitica* **10**, 33-40.
- STUMM-TEGETHOFF, B. F. A. (1986). Plant growth hormones as intermediates in stem fasciation caused by nematodes in *Lilium henryi*. *Nematologica* **32**, 234-245.
- SWAMY, R. N. (1964). Respiration in *Cercospora*-infected groundnut tissues. Part II. Effect of some enzyme inhibitors and 2,4-dinitrophenol on respiration. *Indian Journal of Experimental Biology* **2**, 193-197.
- THAKAR, N. A. & YADAV, B. S. (1985). Phenolics in pigeonpea roots confer resistance to reniform nematode. *International Pigeonpea Newsletter* **4**, 47-48.
- THAKAR, N. A. & YADAV, B. S. (1986). Role of total phenols in pigeonpea resistance to reniform nematode. *Indian Journal of Nematology* **16**, 261-262.
- TOWNSHEND, J. L. (1963). The pathogenicity of *Pratylenchus penetrans* to celery. *Canadian Journal of Plant Sciences* **43**, 70-74.
- TOWNSHEND, J. L. & STOBBS, L. (1981). Histopathology and histochemistry of lesions caused by *Pratylenchus penetrans* in roots of forage legumes. *Canadian Journal of Plant Pathology* **3**, 123-128.
- TRUDGILL, D. L. (1980). Effect of *Globodera rostochiensis* and fertilizers on the mineral content and yield of potato plants. *Nematologica* **27**, 34-51.
- TYAGI, A., RATNAM, B. V. & TYAGI, K. (1981). Histochemical studies of tomato root galls caused by *Meloidogyne incognita*. *Indian Phytopathology* **34**, 96-99.
- UEDA, T., OKU, H., TOMITA, K., SATO, K. & SHIRAIISHI, T. (1984). Isolation, identification, and bioassay of toxic compounds from pine trees naturally infected by pinewood nematode. *Annals of the Phytopathology Society of Japan* **50**, 166-175.
- VEECH, J. A. (1978). An apparent relationship between methoxy-substituted terpenoid aldehydes and the resistance of cotton to *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **24**, 81-87.
- VEECH, J. A. (1979). Histochemical localization and nematotoxicity of terpenoid aldehydes in cotton. *Journal of Nematology* **11**, 240-246.
- VEECH, J. A. (1981). Plant resistance to nematodes. Dans: Zuckerman, B. M. & Rohde, R. A. (Eds), *Plant parasitic nematodes*, Vol. III. London: Academic Press, 377-403.

- VEECH, J. A. (1982). Phytoalexins and their role in the resistance of plants to nematodes. *Journal of Nematology* **14**, 2-9.
- VEECH, J. A. & McCLURE, M. A. (1977). Terpenoid aldehydes in cotton roots susceptible and resistant to the root-knot nematode, *Meloidogyne incognita*. *Journal of Nematology* **9**, 225-229.
- VERLEUR, J. D. (1968). Regulation of carbohydrate and respiratory metabolism in fungal diseased plants or injury. Dans: Hirai, T., Hidaka, Z. & Uritani, I. (Eds), *Phytopathology Society of Japan, Tokyo*, 275-285.
- VIGLIERCHIO, D. R. (1961). Attraction of parasitic nematodes by plant root emanations. *Phytopathology* **51**, 136-142.
- VIGLIERCHIO, D. R. (1987). Elemental distribution in tissues of plants heavily infected with nematodes. *Nematologica* **33**, 433-450.
- VIGLIERCHIO, D. R. & YU, P. K. (1968). Plant growth substances and plant parasitic nematodes. II. Host influence on auxin content. *Experimental Parasitology* **23**, 88-95.
- WALLACE, H. R. (1961a). Browning of chrysanthemum leaves infested with *Aphelenchoides ritzemabosi*. *Nematologica* **6**, 7-16.
- WALLACE, H. R. (1961b). The orientation of *Ditylenchus dipsaci* to physical stimuli. *Nematologica* **6**, 222-236.
- WALLACE, H. R. (1974). The influence of root-knot nematode, *Meloidogyne javanica* on photosynthesis and on nutrient demand by roots of tomato plants. *Nematologica* **20**, 27-33.
- WALLACE, H. R. (1987a). Effects of nematode parasites on photosynthesis. Dans: Veech, J. A. & Dickson, D. W. (Eds), *Vistas on nematology*, Hyattsville: Society of Nematologists, 253-259.
- WALLACE, H. R. (1987b). A perception of tolerance. *Nematologica* **33** 419-432.
- WANG, E. L. H. & BERGESON, G. B. (1974). Biochemical changes in root exudate and xylem sap of tomato plants infected with *Meloidogyne incognita*. *Journal of Nematology* **6**, 194-202.
- WEHUNT, E. J., HUTCHISON, D. J. & EDWARDS, D. I. (1965). Reaction of *Musa acuminata* to *Radopholus similis*. *Phytopathology* **55**, 1082.
- WEISCHER, B. (1959). Experimentelle Untersuchungen über die Wanderung von Nematoden. *Nematologica* **4**, 172-186.
- WILCOX, D. A. & LORIA, R. (1986). Water relations, growth, and yield in two snap bean cultivars infected with root-knot nematode *Meloidogyne hapla* (Chitwood). *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* **111**, 34-38.
- WILCOX-LEE, D. A. & LORIA, R. (1987a). Effects of nematode parasitism on plant-water relations. Dans: Veech, J. A. & Dickson, D. W. (Eds), *Vistas on nematology*, Hyattsville: Society of Nematologists, 260-266.
- WILCOX-LEE, D. A. & LORIA, R. (1987b). Effects of soil moisture and root-knot nematode, *Meloidogyne hapla* (Chitwood), on water relations, growth, and yield in snap bean. *Journal of the American Society of Horticultural Sciences* **112**, 629-633.
- WILSKI, A. & GIEBEL, J. (1966). β -glucosidase in *Heterodera rostochiensis* and its significance in resistance of potato to this nematode. *Nematologica* **12**, 219-224.
- YAMADA, T. (1987). Lipid peroxydation during the development of Pinewilt disease. *Annals of the Phytopathology Society of Japan* **53**, 523-530.
- YOSHIHARA, T., YAMAGUSHI, K. & SAKAMURA, S. (1982). A lignan-type stress compound in potato infected with nematode (*Globodera rostochiensis*). *Agricultural and Biological Chemistry* **46**, 853-854.
- YU, P. K. & VIGLIERCHIO, D. R. (1964). Plant growth substances and plant parasitic nematodes. I. Root-knot nematodes and tomato. *Experimental Parasitology* **15**, 242-248.
- ZACHEO, G., ARRIGONI-LISO, R., BLEVE-ZACHEO, T., LAMBERTI, F. & ARRIGONI, O. (1983). Mitochondrial peroxidase and superoxide dismutase activities during the infection by *Meloidogyne incognita* of susceptible and resistant tomato plants. *Nematologia mediterranea* **11**, 107-114.
- ZACHEO, G. & BLEVE-ZACHEO, T. (1987). Stimulation of respiratory pathways in tomato roots infested by *Meloidogyne incognita*. *Physiological and Molecular Plant Pathology* **30**, 461-466.
- ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T. & LAMBERTI, F. (1982). Role of peroxidase and superoxide dismutase activity in resistant and susceptible tomato cultivars infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea* **10**, 75-80.
- ZACHEO, G., BLEVE-ZACHEO, T. & PRICOLO, G. (1987). Metabolic changes in enzyme levels in potato roots infested by potato cyst-nematodes, *Globodera pallida* (Pa3) and *Globodera rostochiensis* (Rol). *Nematologia mediterranea* **15**, 293-302.

- ZACHEO, G., LAMBERTI, F., ARRIGONI-LISO, R. & ARRIGONI, O. (1977). Mitochondrial protein-hydroxyproline content of susceptible and resistant tomatoes infected by *Meloidogyne incognita*. *Nematologica* **23**, 471-476.
- ZACHEO, G. & MOLINARI, S. (1987a). Relationship between root respiration and seedling age in tomato cultivars infested by *Meloidogyne incognita*. *Annals of Applied Biology* **111**, 589-595.
- ZACHEO, G. & MOLINARI, S. (1987b). Changes in oxygen uptake of mitochondria from susceptible and resistant tomato roots infested by *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea* **15**, 315-321.
- ZACHEO, G., MOLINARI, S. & PACODA, D. (1988). Hydroxyproline-rich proteins and peroxydases in tomato roots infested by root-knot nematode. *Nematologia mediterranea* **16**, 235-237.
- ZACHEO, G., PRICOLO, G. & BLEVE-ZACHEO, T. (1988). Effect of temperature on resistance and biochemical changes in tomato inoculated with *Meloidogyne incognita*. *Nematologia mediterranea* **16**, 107-112.
- ZEM, A. C., ALVES, E. J., LORDELLO, L. G. E. & MONTEIRO, A. R. (1981). Susceptibilidade das bananeiras Prata e Mysore aos nematoides *Radopholus similis* e *Helicotylenchus multicinctus*. *Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz"* **38**, 569-577.
- ZEM, A. C. & LORDELLO, L. G. E. (1981). Meloidoginose da bananeira (sintomas e susceptibilidade de cultivares). *Anais da E.S.A. "Luiz de Queiroz"* **38**, 785-883.